ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

CORBEIL. — IMPRIMERIE ÉD. CRÉTÉ.

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME X

PARIS
MASSON ET C[ie], ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, Boulevard Saint-Germain

1899

L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE

ET

LA COLORATION DES PLANTES

Par M. ED. GRIFFON

INTRODUCTION

I

« Je pense, a dit Claude Bernard, que c'est une erreur ou une illusion de toutes les écoles anatomistes, d'avoir cru que l'anatomie expliquait directement la physiologie (1). » L'illustre savant avait, il est vrai, plus particulièrement en vue la physiologie animale ; mais ses paroles n'en conservent pas moins la même vérité quand on envisage les fonctions des plantes.

Parmi ces fonctions, il en est une, l'assimilation du carbone, qui s'exerce le plus souvent par l'intermédiaire d'une matière colorante verte, la chlorophylle, laquelle se trouve contenue généralement dans de petits organites de nature protoplasmique et qu'on nomme *leucites* ou plastides. La présence des leucites verts ou *chloroleucites* est alors, pour l'anatomiste, un signe que la *fonction assimilatrice*, qui consiste dans la fixation de carbone avec dégagement

(1) Claude Bernard, *La science expérimentale*, p. 105.

d'oxygène, peut s'exercer à la lumière dans les cellules qui les contiennent.

Mais il ne faut pas oublier que le protoplasme des cellules vertes, comme celui des cellules incolores, est doué de la fonction respiratoire. Or, cette fonction, au point de vue des échanges gazeux, est précisément l'inverse de l'assimilation chlorophyllienne ; par elle, de l'oxygène est absorbé et de l'acide carbonique dégagé.

D'autre part, dans une feuille, dans une plante entière surtout, il y a des cellules incolores qui respirent et n'assimilent pas, et parfois aussi des cellules vertes qui, situées dans les profondeurs des tissus, ne reçoivent qu'une lumière très affaiblie dans ses rayons actifs.

Or, l'anatomie est-elle toujours capable, par ses moyens propres, d'apprécier dans cette feuille, dans cette plante entière, l'intensité de chacune des deux fonctions, et de prévoir quels seront le sens et la valeur de la résultante des échanges gazeux opposés? Il faut bien avouer que non.

M. G. Bonnier (1), dans ses recherches sur la biologie des Phanérogames parasites, a mis en évidence ce fait que des plantes vertes, comme l'*Euphrasia officinalis* par exemple, ne dégagent pas d'oxygène à la lumière ; non que l'assimilation y soit nulle, mais elle est trop faible et par suite masquée par la respiration.

M. Bonnier fait alors remarquer avec juste raison « quels sont les graves défauts que peut avoir la méthode anatomique lorsqu'on veut en tirer des conclusions physiologiques ». Il voit dans ses recherches un exemple à citer, auquel on pourrait en joindre beaucoup d'autres, pour opposer des objections sérieuses à ce que certains auteurs ont appelé « l'Anatomie physiologique ».

Les plantes vertes peuvent donc avoir des énergies assimilatrices tellement différentes qu'à la lumière les échanges gazeux soient renversés. L'anatomie ne peut pas toujours

(1) G. Bonnier, *Recherches physiologiques sur les plantes parasites* (Bull. scient. du nord de la France et de la Belgique, t. XXV, 1893, p. 77).

prévoir ces faits. Elle est également désarmée quand il s'agit d'apprécier, chez les plantes vertes qui dégagent de l'oxygène, l'énergie avec laquelle l'acide carbonique est décomposé. Le problème si important et si complexe, mais encore si peu exploré, de l'assimilation spécifique, n'a donc pas à attendre d'elle sa solution. Bien plus, les résultats expérimentaux une fois trouvés, elle est même souvent incapable de les interpréter d'une manière satisfaisante. C'est ainsi que M. Bonnier, dans le travail cité plus haut, se voit obligé d'admettre que les différences d'assimilation doivent être fonction d'une autre variable que la structure qui serait peut-être la *nature de la chlorophylle*, ou les matières surajoutées modifiant son rôle absorbant pour les radiations.

La chlorophylle, en effet, n'est pas, comme on le croit généralement, une substance unique commune à toutes les plantes.

Depuis que les deux Rouelle préparèrent pour la première fois une dissolution alcoolique de ce qu'ils appelaient la « fécule verte », depuis surtout les travaux de Pelletier et Caventou sur ce principe, auquel ils donnèrent le nom de « chlorophylle », presque tous les savants qui l'ont étudié ont cru se trouver en présence d'une substance verte toujours la même, mais qui se modifie rapidement sous l'influence de la lumière et de l'air.

D'ailleurs, jusqu'en 1877, aucune analyse précise n'avait été donnée de la chlorophylle. Il est juste cependant de dire qu'en 1854 Angström (1), par des recherches spectroscopiques, avait été conduit à admettre que la chlorophylle des Phanérogames n'est pas la même que celle des Algues, ce que confirma l'année suivante Horstmar (2), au point de vue purement chimique. Herapath (3), en 1869, pensait même que chaque plante doit posséder une chlorophylle spéciale. Mais ces travaux n'eurent aucun écho.

(1) Angström, *Pogg. Ann.*, t. XLIII, p. 475, 1854.
(2) Hortsmar, *Ibid.*, 1855.
(3) Herapath, *Ber. d. deutsch. Chem. Gesell.*, t. II, p. 382, 1869.

En 1877 (1), A. Gautier fit cristalliser pour la première fois la chlorophylle de l'Épinard; en 1879 (2), il en donna la composition chimique, qui différait d'ailleurs de celle de la matière verte des Graminées, obtenue d'une autre façon par Hoppe-Seyler (3). Ce dernier auteur pense qu'il a isolé du Ray-Grass la chlorophylle, mais modifiée, et il donne le nom de chlorophyllane au produit obtenu ; selon lui, les cristaux verts de A. Gautier, de même que ceux de Rogalski (4), seraient des mélanges de chlorophyllane, de cire et de carotine. Mais M. A. Gautier persiste à admettre que la chlorophyllane de Hoppe-Seyler est bien la chlorophylle des Graminées (Monocotylédones), et qu'elle diffère alors de celle des Épinards (Dicotylédones). Ayant de plus observé en 1875 que la chlorophylle des Fougères brunit très vite, même à la lumière diffuse, il en conclut que la matière verte des Cryptogames n'est pas la même que celle des Phanérogames, et que chez les Phanérogames il y a lieu de distinguer celle des Monocotylédones et celle des Dicotylédones (5).

M. Étard, qui depuis plusieurs années se livre à des recherches très précises sur la matière verte des plantes, a montré, en s'aidant à la fois de l'analyse chimique et de la spectrométrie, qu'il existe dans le règne végétal un grand nombre de chlorophylles, et qu'il peut même y en avoir plusieurs pour une espèce donnée. C'est ainsi que, d'un extrait sulfo-carbonique de feuilles de Luzerne, il a isolé la médicagophylle α (6), et d'un extrait alcoolique, la médicagophylle β (7) qui ont des constitutions chimiques et des spectres différents.

Il opère sur des poids considérables de feuilles sèches,

(1) A. Gautier, *Bull. Soc. chim.*, t. XXVIII, p. 147.
(2) Id., *C. R. Acad.*, t. LXXXIX, p. 865.
(3) Hoppe-Seyler, *Ber. d. deutsch. Chem. Gesell.*, 1er sept. 1879.
(4) Rogalski, *C. R. Acad.*, 12 av. 1880.
(5) A. Gautier, *Remarques à propos d'une communication de M. Etard* (C. R. Acad., 1895).
(6) Étard, *C. R. Acad. des sc.*, t. CXIX, p. 289.
(7) Id., *Ibid.*, t. CXX, p. 328.

10 kilogrammes environ, afin de pouvoir effectuer facilement toutes les séparations et purifications nécessaires. Selon lui (1), le sulfure de carbone ne dissout que des chlorophylles se rapprochant par leur composition des corps gras et pauvres en oxygène et en azote; les filaments tordus ou aiguilles vertes, longtemps connus sous le nom de *chlorophyllane*, seraient constitués par un substratum d'espèces chimiques variées teint par des millièmes de chlorophylle. Quant à l'alcool, il enlève à son tour des chlorophylles plus oxygénées et plus azotées, et dont tout un groupe a des propriétés qui dépendent de l'*espèce botanique* et même des *variétés*, des *lieux d'origine* et des *stades de croissance*.

M. Étard pense que sa méthode analytique contribuera à *augmenter presque indéfiniment le nombre des chlorophylles*. On le comprendra sans peine, si on sait que M. Étard, dans les extraits sulfo-carboniques et alcooliques d'une plante, isole six groupes de chlorophylles dont chacun peut même être complexe. Tous ces groupes agissent-ils dans l'assimilation? On l'ignore. Il n'est pas impossible que dans certaines plantes des groupements actifs fassent défaut en partie, sinon en totalité; mais ce n'est là qu'une supposition purement gratuite.

M. Étard est aussi arrivé, par la méthode spectroscopique, à différencier les chlorophylles. La diversité de ces dernières se démontre par les longueurs d'onde des axes des bandes d'absorption préexistantes ou provoquées par l'action des réactifs (2).

Il faut bien dire que cette diversité des chlorophylles n'implique pas nécessairement une influence sensible sur l'énergie de décomposition de l'acide carbonique, et nous n'avons encore, à l'heure actuelle, aucun résultat expérimental concernant cette importante question. M. Étard, se plaçant à un autre point de vue, pense que les actions de la

(1) Étard, *Les chlorophylles* (Ann. de chim. et de phys., 7e série, t. XIII, avril 1898).

(2) Id., *C. R. Acad. des sc.*, t. CXXIV, p. 1351.

synthèse végétale conduisant à des corps gras insolubles dans l'eau et à des matériaux éminemment solubles, le tout par l'intermédiaire des matières vertes à absorption, une seule chlorophylle ne saurait suffire à ces travaux. Certaines chlorophylles solubles dans le pentane sont, par leurs dédoublements dans les cellules, les instruments de la production chimique des essences et des huiles. D'autres, insolubles dans les carbures, déjà miscibles à l'eau et très riches en oxygène, tendent, en se dédoublant, à produire des hydrates de carbone, les tanins et les extraits.

Une autre question se pose maintenant : les chlorophylles sont-elles les seules substances assimilatrices qu'on rencontre chez les plantes? Les recherches microspectroscopiques de M. Engelmann tendent à faire croire qu'il y a d'autres *chromophylles* que les substances vertes, capables de servir à la décomposition du gaz carbonique; par exemple, la bactériopurpurine des bactéries pourprées, la phycoérythrine, la phycophéine et la phycocyanine des Algues; mais les résultats si importants obtenus par ce savant physiologiste n'ont pas encore pu être vérifiés par les méthodes directes. De plus, dans le cours de ce travail il ne sera surtout question que des Phanérogames.

Celles-ci d'ailleurs ne sont pas toujours vertes. Il en est d'incolores comme l'*Orobanche*, le *Monotropa*, et qui se comportent par conséquent dans leur nutrition comme les Champignons. Jamais M. Engelmann n'a pu mettre en évidence de dégagement d'oxygène par le plasma, comme le voudrait la théorie de Pringsheim, et les méthodes directes confirment ses résultats. Il en est d'autres qui ont le feuillage coloré par une substance dissoute dans le suc cellulaire et qui laisse parfaitement intacts les chloroleucites. Quelle est l'énergie assimilatrice de ces plantes rouges? Nous ne possédons sur ce point qu'un très petit nombre de renseignements, qui seront rapportés plus loin.

Dans les chloroleucites même, il y a, en dehors de la chlorophylle, une matière colorante jaune, la *xanthophylle*, qui

possède trois bandes d'absorption dans la moitié droite du spectre. Cette substance a-t-elle un rôle assimilateur ? M. Engelmann (1) l'affirme, mais les expériences directes faites jusqu'ici sur les plantes étiolées par MM. Bonnier et Mangin (2) ont donné des résultats négatifs. Or les feuilles dites *panachées dorées*, comme celles du Sureau, ne renferment guère que de la xanthophylle; sont-elles capables, à la lumière, de décomposer l'acide carbonique?

Enfin la coloration des plantes n'est pas seulement fonction de leur nature propre; depuis longtemps déjà on a observé qu'un certain nombre de conditions de milieu influent sur elle. Les recherches de Morphologie expérimentale exécutées dans ces derniers temps l'ont prouvé à bien des reprises; le milieu, en effet, modifie la structure, augmente ou réduit la matière verte, si même il n'en change pas la nature. Que devient alors l'énergie assimilatrice? Nous n'avons encore sur ce point que les résultats obtenus par M. de Lamarlière(3) sur les feuilles qui ont crû à l'ombre et au soleil, et ceux de M. G. Bonnier (4) sur l'assimilation comparée des plantes développées dans la plaine et sur les hauteurs des Alpes.

Je me suis proposé de répondre aux questions qui viennent d'être soulevées et qui, toutes, comme on le voit, ont trait aux *relations entre l'énergie assimilatrice et la coloration des plantes*.

Or les différentes colorations que présentent les végétaux tenant, comme il a déjà été dit, soit à la nature de ces derniers, soit aux conditions dans lesquelles ils ont vécu, mon travail se trouve naturellement divisé en deux parties.

Dans la première, je m'occupe tout d'abord de l'assimila-

(1) Engelmann, *Les couleurs non vertes des feuilles et leur signification pour la décomposition de l'acide carbonique sous l'influence de la lumière* (Archives néerlandaises, t. XXII, 1888, p. 1-57).

(2) Bonnier et Mangin, *Respiration des tissus sans chlorophylle* (Ann. Sc. nat. Bot., 6e série, t. XVIII, p. 293).

(3) L. Géneau de Lamarlière, *Rev. gén. de Bot.*, 1892.

(4) G. Bonnier, *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7e série, t. XX, p. 217.

tion comparée des Phanérogames qui ne sont ni saprophytes ni parasites ; j'envisage parmi ces plantes : 1° celles qui, bien qu'appartenant à des variétés ou espèces voisines, se distinguent nettement par l'intensité de la teinte verte de leur feuillage ; 2° celles qui sont colorées autrement qu'en vert et présentent des teintes rouges, brunes, violettes, jaunes ou blanchâtres. J'aborde ensuite l'assimilation des Phanérogames saprophytes ou parasites, lesquelles sont, soit franchement vertes, soit plus ou moins complètement décolorées.

Quant à la seconde partie, elle est consacrée à l'influence exercée indirectement par le milieu sur l'énergie assimilatrice en modifiant la coloration et la structure des feuilles. Or, les conditions de milieu sont nombreuses et très variables ; j'ai donc dû forcément me limiter. Je me suis occupé seulement de quelques points concernant l'action de la lumière, de la chaleur et des sels.

Voici d'ailleurs un tableau résumant le plan que j'ai adopté.

1re *Partie*. — Colorations inhérentes à la nature des plantes.	SECTION I. Plantes ni saprophytes ni parasites.	Chap. I. — Plantes à feuillage coloré en vert.
		Chap. II. — Plantes à feuillage coloré autrement qu'en vert.
	SECTION II. Chap. I. — Plantes parasites ou saprophytes.	
2e *Partie*. — Colorations en rapport avec le milieu.........	Chap. I. — Action de la lumière.	
	Chap. II. — Action de la chaleur.	
	Chap. III. — Action des sels.	

II

Quelques mots maintenant, avant de terminer cette introduction, sur les procédés expérimentaux que j'ai employés. Mes recherches ayant porté sur des feuilles entières ou fractionnées, sur des segments de tiges herbacées, j'ai pu

me servir d'éprouvettes de faibles dimensions en longueur. Ces éprouvettes étaient cylindriques ou aplaties, suivant la forme des organes à étudier. Les éprouvettes aplaties sont pour ainsi dire indispensables quand on étudie l'assimilation chez les feuilles isolées, qui sont larges et peu épaisses; tous les points de la surface du limbe reçoivent alors les rayons lumineux sous la même incidence, ce qui est une condition essentielle pour que les expériences soient comparables.

Comme il me fallait en outre obtenir des dégagements d'oxygène notables afin que les comparaisons fussent aussi exactes que possible, je plaçais les feuilles dans de l'air contenant de 5 à 10 p. 100 d'acide carbonique.

Cet air était préparé à l'avance et mis en réserve sous une cloche renversée sur le mercure. Cette cloche se trouvait en communication avec un appareil à prises de gaz.

Les feuilles fraîchement cueillies étaient placées dans les éprouvettes en question que je remplissais ensuite de mercure. A l'aide de l'appareil à prises, et après brassage de l'air de la cloche afin de maintenir le mélange homogène, j'introduisais une certaine quantité de cet air dans l'éprouvette. Puis je faisais passer à l'aide d'une pipette recourbée un peu d'eau distillée sur la surface libre du mercure, afin d'empêcher le dégagement des vapeurs de ce métal, lesquelles sont toxiques pour les feuilles. Celles-ci se maintenaient facilement dans l'éprouvette en reposant sur le mercure par leur pétiole préalablement entouré de mastic Golaz.

Les éprouvettes contenant les feuilles à comparer étaient placées côte à côte, renversées sur de petites cuvettes à mercure, soit à la lumière diffuse, soit en plein soleil; mais dans ce dernier cas je les recouvrais d'une cloche à double paroi dans laquelle l'eau se renouvelait continuellement; la température alors n'a jamais dépassé 25 degrés; après un quart d'heure ou une demi-heure d'exposition, une grande partie de l'acide carbonique se trouvait décomposée.

Au début de chaque expérience, je prenais un échan-

tillon de l'air employé; on remarquera que celui-ci était rigoureusement le même dans chaque éprouvette, ce qui est encore une condition nécessaire pour que les résultats soient comparables. A la fin de l'expérience, les éprouvettes étaient rapportées au laboratoire et renversées sur la cuve à mercure; une faible partie de l'air qu'elles contenaient était alors transvasée dans une petite éprouvette.

J'avais donc ainsi des échantillons de l'air initial et de l'air final que j'analysais à l'aide de l'appareil Bonnier et Mangin. Les résultats analytiques, joints à la connaissance du volume de l'air employé et de la surface des feuilles, me permettaient de calculer facilement les quantités de gaz émis par unité de surface et d'établir par suite les rapports des énergies assimilatrices, lesquels seront souvent désignés dans ce travail sous le nom de *rapports d'assimilation*.

Pour étudier la respiration il suffit de placer les feuilles dans des éprouvettes quelconques renfermant de l'air atmosphérique sous un volume qu'on mesure ensuite, d'exposer les éprouvettes à l'obscurité et de faire l'analyse des gaz à la fin de l'expérience. L'appareil à prises n'est donc pas nécessaire. Les dégagements d'acide carbonique sont rapportés, suivant les cas, soit au volume, soit au poids sec ou au poids frais.

Tous ces procédés sont, comme on le voit, très expéditifs. Grâce à eux, j'ai pu exécuter le nombre relativement considérable d'expériences nécessitées par le sujet que j'avais entrepris.

PREMIÈRE PARTIE

COLORATIONS INHÉRENTES A LA NATURE DES PLANTES

SECTION I

Plantes ni parasites ni saprophytes.

CHAPITRE PREMIER

PLANTES A FEUILLAGE COLORÉ EN VERT

Un certain nombre de plantes appartenant à des espèces voisines ou à des variétés d'une même espèce ont un feuillage semblable ou plus ou moins différent au point de vue de l'intensité de la teinte verte. Je me suis proposé de rechercher quelle influence cette intensité peut avoir sur l'énergie assimilatrice des feuilles. J'espérais en même temps, grâce à la grande variété des plantes employées, rencontrer des cas dans lesquels les différences d'assimilation ne pussent s'expliquer simplement par la structure, ce qui m'aurait amené à invoquer l'action d'autres facteurs : la nature des chlorophylles, l'activité propre des leucites par exemple.

Les espèces ou variétés qu'il s'agissait de comparer étaient choisies de telle façon qu'elles aient le même âge, qu'elles aient vécu côte à côte dans le même sol et exposées aux mêmes conditions météoriques, la nature des plantes seule faisant sentir son influence sur la coloration, la structure et l'énergie assimilatrice. Les influences individuelles

étaient éliminées en répétant l'expérience sur un certain nombre de pieds différents.

J'ai comparé ainsi des variétés ou espèces voisines de Céréales, de Laitues, de Fuchsias, de Spirées, de Pêchers, de Pruniers, de Vignes, de Rosiers, de Bégonias, de Chrysanthèmes, de Cannas, etc.

Les résultats que j'ai obtenus m'ont permis de grouper ces plantes dans un certain ordre que je vais précisément reproduire en décrivant les expériences.

Céréales. — Je dois à l'obligeance de M. de Vilmorin une liste de variétés de Blé, de Seigle, d'Avoine et d'Orge dont le feuillage est manifestement soit vert foncé, soit vert pâle.

La voici.

CÉRÉALES A FEUILLAGE

Vert foncé.		Vert pâle.
	Blé.	
Bordieu.		Talavera de Bellevue.
Roseau.		Blanc de Colorado..
Crépi.		Blé Suisse.
Canadian express.		Goldendrop.
Blé de l'Ile de Noé.		Blanc à paille violette.
	Seigle.	
Seigle Émeraude.		Seigle d'Ile.
	Avoine.	
Avoine noire de Russie.		Avoine noire de Brie.
— blanche de Pologne.		— grise de Houdan.
— noire d'Ossitic à trois grains.		— blanche.
	Orge.	
Orge Chevalier.		Orge d'Italie.
— nue du Japon.		— nue grosse.

BLÉ (*Triticum sativum*). — Mes expériences ont porté sur le *Blé de Crépi* et le *Blé de Noé* à feuillage foncé, et le *Blé Suisse* à feuillage blond. Ces variétés avaient été semées côte à côte dans le jardin du Laboratoire de Biologie végétale.

En avril, alors que les plantes avaient 50 centimètres de

hauteur, on distinguait très nettement de loin les variétés d'après la coloration du feuillage ; mais l'examen en masse ne donne pas d'indication précise, ainsi que l'avait déjà remarqué Georges Ville (1), dans ses recherches sur l'analyse du sol par les plantes. La coloration varie en effet suivant la place qu'occupe l'observateur par rapport au soleil, suivant l'état de l'atmosphère, l'heure de la journée, etc. Des différences très nettes de loin, sont à peine visibles quand on examine les feuilles isolément et par réflexion. La coloration est d'ailleurs influencée par les cires épidermiques, qui n'ont rien à voir avec la fonction chlorophyllienne. Cependant, si on regarde par transparence, la comparaison des intensités de coloration prend une assez grande fixité et concorde parfaitement avec le résultat de l'examen microscopique de coupes également épaisses.

Une autre difficulté tient à la prise des échantillons servant aux expériences; il faut en effet que les feuilles qu'on met à assimiler aient le même âge ; or, chez les Graminées, ces organes évoluent assez rapidement, et à des époques peu éloignées ils dégagent des quantités sensiblement différentes d'oxygène. De plus, les Céréales sont très souvent attaquées par des maladies cryptogamiques (Oïdium, Septoria, Rouille, etc.).

Disons en passant que c'est avec les feuilles de Graminées que l'emploi des petites éprouvettes plates est précieux ; il arrive souvent que les deux moitiés du limbe tendent à se rapprocher en tournant autour de la nervure médiane qui sert de charnière ; et, si ce phénomène qu'on ne peut empêcher dans les éprouvettes à section circulaire, ne se produisait pas avec la même intensité et au même moment pour les deux feuilles à étudier, il en résulterait des variations d'assimilation tenant à l'inégalité d'incidence des rayons lumineux, et non à la nature même de la plante.

Voici le résumé de quelques expériences :

(1) Georges Ville, *L'analyse du sol par les plantes* (Paris, Imprimerie Nationale, 1894).

Deux feuilles, l'une de *Blé de Crépi*, l'autre de *Blé Suisse*, sont mises à assimiler dans de l'air dont la composition est la suivante :

CO^2 =	....	7,20
O =	....	18,31
Az =	....	74,49

La première dégage $0^{cc},062$ d'oxygène par centimètre carré, et la seconde $0^{cc},058$, ce qui nous donne comme *rapport d'assimilation en prenant l'énergie de la feuille à teinte foncée comme unité* (1) : $\frac{0,058}{0,062}=0,93$.

Dans une autre expérience, ce rapport s'est abaissé à 0,90. Les différences de teinte sont très nettes entre les deux Blés, et les feuilles de la variété blonde (*Blé Suisse*) sont plus larges que celles de la variété foncée (*Blé de Crépi*). La différence de coloration tient à ce que chez le *Blé Suisse*, le mésophylle est un peu moins épais et les faisceaux libéro-ligneux plus rapprochés et par conséquent plus nombreux pour une surface donnée.

Avec le *Blé de l'Ile de Noé*, qui est glauque et très foncé, et le *Blé Suisse*, le rapport d'assimilation est voisin de 0,80. Mais les différences de teinte sont plus marquées que précédemment.

Les faisceaux sont plus éloignés dans le *Blé de Noé*, et le mésophylle mesure 137 μ au lieu de 113 (Pl. I, fig. 1 et 2).

SEIGLE (*Secale cereale*). — Le *Seigle Émeraude* et le *Seigle d'Ile* ne m'ont pas donné de différence appréciable dans l'énergie assimilatrice.

La première variété est d'un beau vert luisant pourtant à la face inférieure, tandis que la seconde est glauque et plus pâle.

Les cellules du *Seigle d'Ile* sont un peu moins riches en chlorophylle, et surtout les faisceaux sont plus développés et plus rapprochés, et cela, bien entendu, aux dépens du tissu

(1) Il en sera toujours ainsi au cours de ce chapitre.

assimilateur. Cette variété devrait donc dégager moins d'oxygène que l'autre, mais son mésophylle est plus épais (255 μ au lieu de 135).

Orge (*Hordeum vulgare*). — Avec l'*Orge Chevalier* et l'*Orge nue grosse*, j'ai trouvé des rapports d'assimilation voisins de 0,90.

L'*Orge Chevalier* a des feuilles plus étroites, mais plus foncées que celles de l'*Orge nue*; son mésophylle mesure 120 μ au lieu de 110.

Avoine (*Avena sativa*). — L'*Avoine noire de Brie* et l'*Avoine noire de Russie* se comportent comme les deux Orges précédentes, au point de vue de l'énergie assimilatrice.

En somme, à part le *Blé de Noé* comparé au *Blé Suisse*, toutes les Céréales étudiées, bien que présentant des intensités de coloration nettement différentes, ont des énergies assimilatrices très voisines, ces dernières étant rapportées à l'unité de surface foliaire. Tous les résultats expérimentaux sont cependant d'accord avec les déductions tirées de la structure, mais il n'en reste pas moins ce fait, qu'il n'y a pas concordance complète entre l'intensité de la coloration des feuilles et l'activité avec laquelle l'acide carbonique est décomposé.

Laitues et Romaines (*Lactuca sativa*). — On cultive dans les jardins des variétés de Laitues et de Romaines qui se distinguent fort bien par la coloration de leurs feuilles. Je citerai par exemple la *Laitue blonde maraîchère* et la *Laitue grise* ou *plate maraîchère*, qui sont d'un vert pâle, alors que la *Laitue d'Alger* et la *Laitue Palatine* sont foncées. Il y a aussi des Romaines blondes et des Romaines brunes.

Or, en comparant entre elles des feuilles de ces salades blondes et brunes, on obtient des rapports d'assimilation voisins de 0,80. Ainsi j'ai trouvé 0,80 avec une Laitue blonde et une Romaine brune, 0,83 avec deux Romaines, 0,79 avec deux Laitues. On peut remarquer d'ailleurs que les pieds de salades blondes, surtout chez les Romaines, n'atteignent

pas un aussi grand développement que les pieds de salades brunes.

Les augmentations de poids sec en un temps donné concordent d'ailleurs entièrement avec tous ces faits. Dans des planches de Laitues blondes et de Romaines brunes, j'ai arraché dix pieds de chaque variété, et après les avoir soigneusement lavés, je les ai desséchés à l'étuve, puis j'en ai pris les poids secs. Les dix pieds de Laitue pesaient 307 milligrammes, et les dix pieds de Romaine 415 milligrammes. Après quinze jours, le poids sec de dix autres pieds de Laitue s'élevait à 587 milligrammes, alors que pour les Romaines il atteignait 947 milligrammes. Les Romaines avaient donc augmenté de 532 milligrammes, et les Laitues de 280 milligrammes seulement. Si l'on rapporte les gains de matière sèche aux poids initiaux, on voit que, dans le même temps, 100 parties de matière sèche ont gagné 94 chez les Laitues et 109 chez les Romaines, soit un rapport d'augmentation de $\frac{94}{109} = 0,86$. Ce rapport s'est abaissé à 0,80 et même à 0,75, en s'adressant à des plantes plus jeunes.

J'ai obtenu des nombres voisins de ceux que je viens de citer, en comparant des Laitues entre elles et des Romaines entre elles.

Cette méthode des augmentations de poids secs a déjà été employée pour déterminer l'énergie assimilatrice d'un certain nombre de plantes (*Tropæolum majus*, *Phaseolus multiflorus*, *Ricinus communis*, *Helianthus annuus* et diverses variétés de *Zea Mays*), par Weber (1). L'auteur rapportait les gains de matière sèche à l'unité de surface des feuilles.

Au point de vue anatomique, les feuilles des variétés de salades brunes et blondes étaient notablement différentes. Ainsi la feuille d'une Romaine brune mesure 400 μ d'épaisseur ; les cellules de l'assise palissadique ont 100 μ de longueur ; les chloroleucites sont très gros (7 à 8 μ) et très

(1) Weber, *Ueber specifische Assimilationsenergie* (Arbeit. d. bot. Inst. in Würtzburg, t. II, p. 346).

verts. La feuille de la variété blonde est un peu moins épaisse (370 μ); son parenchyme est peut-être plus serré que celui de la variété brune, mais les chloroleucites sont bien plus petits (4 à 6 μ), et leur teinte verte moins foncée.

Mêmes remarques anatomiques pour les Laitues. En résumé, chez les salades étudiées, ce sont les variétés brunes qui assimilent le plus par unité de surface, et ce résultat est en rapport étroit avec le nombre, la dimension et la teinte des chloroleucites d'une part, le développement et la différenciation du mésophylle d'autre part.

Fuchsie (*Fuchsia*). — Mes expériences ont porté sur trois variétés, connues en horticulture sous les noms de *Mazeppa*, *Blanche de Castille* et *Champion*. La première seule a les feuilles d'un vert foncé; la seconde les a d'un vert pâle, mais un peu terne, avec les nervures blanchâtres; les feuilles de la troisième sont d'un vert peu foncé aussi, mais brillant, et leurs nervures sont colorées en rouge.

Dans trois expériences, j'ai trouvé les dégagements d'oxygène suivants par centimètre carré :

	Mazeppa.	Blanche de Castille.	Champion.
1°	0,216	0,194	0,179
2°	0,061	0,050	0,056
3°	0,115	0,073	0,080

La variété *Mazeppa*, qui est la plus foncée, assimile aussi le plus; mais les variétés *Blanche de Castille* et *Champion*, également pâles, assimilent différemment.

Voyons maintenant comment ces faits s'accordent avec l'anatomie. Les variétés *Mazeppa* et *Blanche de Castille* ont des feuilles de même structure; mais les chloroleucites dans la seconde variété sont moins nombreux et surtout moins verts; leurs granulations incolores sont très apparentes. Quant à la variété *Champion*, ses feuilles sont moins épaisses; le mésophylle mesure 180 μ environ au lieu de 240; son parenchyme en palissade se trouve réduit proportionnellement; par contre les chloroleucites, un peu moins verts

que dans la variété *Mazeppa*, le sont bien plus que dans la variété *Blanche de Castille*, et surtout on n'y distingue pas de granulations incolores.

Ainsi donc, la variété *Mazeppa* est très verte à cause de son épaisseur et de sa richesse en chlorophylle, et c'est elle qui assimile le plus. La variété *Blanche de Castille*, bien qu'ayant un mésophylle identique à celui de la première, est moins verte par suite du plus petit nombre, des dimensions plus faibles et de la teinte moins accentuée de ses chloroleucites; son énergie assimilatrice est aussi moindre. La variété *Champion* a des feuilles moins épaisses que celles des deux précédentes; mais les feuilles sont aussi vertes, sinon plus, que celles de la variété *Blanche de Castille*, en raison du nombre, des dimensions et de la teinte des chloroleucites dans chaque cellule; la faible épaisseur du mésophylle se trouve ainsi compensée et au delà, en sorte que l'assimilation est plus intense.

Bégonie (*Begonia*). — Deux variétés ont été étudiées; l'une à feuillage très pâle dégage $0^{cc},030$ par centimètre carré, et l'autre très foncée $0^{cc},052$, ce qui donne un rapport d'assimilation de 0,58. Le mésophylle de la première mesure 95 μ et celui de la seconde 135 μ; le tissu palissadique a le même développement dans les deux feuilles, mais dans la variété à feuillage foncé, les chloroleucites sont plus gros (8 μ au lieu de 5 à 6).

Vigne (*Vitis vinifera*). — J'ai opéré sur des feuilles de *Gros Colmann*, qui sont d'un vert foncé, et de *Chasselas*, qui sont d'un vert tendre. J'ai obtenu comme rapport d'assimilation 0,92. Ce chiffre paraît assez élevé si l'on examine la structure des feuilles. En effet, bien que l'assise palissadique ait la même épaisseur dans les deux variétés, le parenchyme spongieux est moins développé dans le *Chasselas*, ce qui fait que le mésophylle n'a qu'une épaisseur de 145 μ au lieu de 167; en outre, les chloroleucites sont moins verts et d'appa-

rence plus granuleuse. On voit par là quel rôle considérable joue le parenchyme en palissade dans l'asssimilation.

Rosier (*Rosa*). — En expérimentant sur des variétés à feuilles blondes comme *Céline Forestier*, *Aimée Vibert*, et à feuilles foncées comme *Mme Alfred Carrière* et *Reine Marie-Henriette*, j'ai obtenu des rapports d'assimilation voisins de 0,80. Les chloroleucites ont les mêmes dimensions et la même teinte de part et d'autre ; mais l'assise palissadique est moins développée dans les feuilles blondes (54 μ au lieu de 62).

Troëne (*Ligustrum japonicum*). — Avec le Troëne nous allons trouver des feuilles très vertes assimilant moins que des feuilles à teinte pâle. J'ai rencontré en effet sur un certain nombre de pieds de *Ligustrum japonicum* des feuilles d'un vert foncé dégageant moins d'oxygène que d'autres feuilles adultes du même pied et dont la teinte était plus pâle. Le rapport d'assimilation devint égal à 1,15.

Mais la feuille très verte avait un mésophylle dont l'épaisseur était de 243 μ avec deux assises palissadiques mesurant ensemble 116 μ, alors que chez la feuille pâle ces dimensions étaient 324 μ et 175 μ ; seulement, dans cette dernière feuille les chloroleucites, quoique très nombreux, étaient peu colorés et leurs granulations très apparentes.

Somme toute, jusqu'ici, *les différences d'énergie assimilatrice ne sont nullement contradictoires avec la structure, bien qu'on puisse rarement en prévoir le sens et l'importance à cause des nombreuses compensations qui se produisent.*

Il n'en est plus de même pour les plantes suivantes :

Balisier (*Canna*). — Certaines variétés de ces plantes ont un feuillage vert foncé, bleuâtre même. D'autres ont des feuilles d'un vert clair et plus pâle.

Or, en faisant assimiler les unes et les autres j'ai obtenu des dégagements d'oxygène très voisins. Ainsi j'ai trouvé

2^{cc},20 et 2^{cc},14 dans une première expérience; 0^{cc},833 et 0^{cc},816 dans une seconde; 0^{cc},943 et 0^{cc},921 dans une troisième, etc. Cependant le mésophylle de la feuille verte est plus épais (178 μ au lieu de 135) et ses chloroleucites sont un peu plus gros et bien plus verts (fig. 1 et 2). De telles

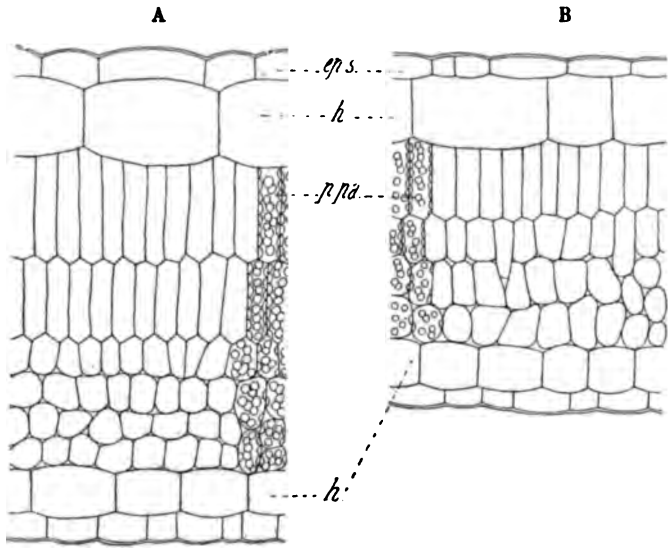


Fig. 1 et 2. — *Canna.* — A, feuille foncée. B, feuille pâle. — *ep.s.*, épiderme supérieur; *h*, hypoderme; *p.pa*, parenchyme en palissade.

différences de structure et de coloration, d'après ce que nous étions habitués à voir, eussent dû faire varier davantage les énergies assimilatrices.

Je me suis demandé alors, comme dans tous les cas qui vont suivre, et je le dis ici une fois pour toutes, si la respiration, dont l'intensité varie souvent avec la nature de la plante, ne pouvait pas expliquer ces résultats. Mais j'ai constaté qu'il y avait proportionnalité entre le volume des feuilles et les quantités d'acide carbonique dégagé.

Les pigments verts seraient-ils distincts dans les deux variétés et leur spécificité retentirait-elle sur l'énergie assimilatrice? Le substratum vivant des chloroleucites n'aurait il pas la même activité? Autant de questions qui s'imposent

à l'esprit, mais qui, dans l'état actuel de la science, restent sans réponse.

Chrysanthème (*Chrysanthemum coronarium*). — Une variété à feuilles très foncées dégage un peu moins d'oxygène qu'une autre variété à feuilles pâles : $0^{cc},053$ au lieu $0^{cc},060$ dans une première expérience; $0^{cc},146$ au lieu de $0^{cc},154$ dans une seconde.

Et pourtant la feuille verte est plus épaisse (420 μ contre 360) et ses chloroleucites sont plus colorés; elle a même une assise palissadique contre l'épiderme inférieur et qui n'existe pas dans l'autre feuille (Pl. I, fig. 3 et 4). Il faut ajouter toutefois que la partie centrale de son mésophylle est très pauvre en matière verte; cette région qui respire comme les autres assimile donc très peu et il n'en pas ainsi dans la feuille pâle. Cette particularité, qu'on rencontre, mais beaucoup plus exagérée, chez les plantes grasses, contribue peut-être dans une certaine mesure à rendre compte des échanges gazeux observés (1).

Spirée (*Spiræa*). — Le *Spiræa Billardi* a les feuilles blondes; celles du *Spiræa Revesiana* sont glauques et à teinte plus foncée. Les différences d'assimilation sont cependant très faibles. Ainsi la feuille très verte dégage $0^{cc},039$ d'oxygène et l'autre $0^{cc},035$. Dans une seconde expérience j'ai trouvé les nombres suivants : $0^{cc},045$ et $0^{cc},042$.

La feuille foncée est deux fois plus épaisse, mais ses leucites ne sont pas plus verts que ceux de la feuille pâle; son parenchyme en palissade est composé de quatre assises de cellules mesurant en tout 108 μ, soit 17 μ par cellule, alors que celui du *Spiræa Billardi* ne comprend qu'une assise qui mesure à elle seule 46 μ.

Peut-être pourrait-on conclure de là que toutes conditions étant égales d'ailleurs, une grande cellule est *beau-*

(1) Aubert, *Recherches sur la respiration et l'assimilation chez les plantes grasses* (Rev. gén. de Bot., 1892).

coup mieux adaptée à la fonction de décomposition de l'acide carbonique que de petites cellules superposées ayant ensemble la même dimension en longueur.

Pêcher (*Amygdalus Persica*). — Les variétés dites *Brugnons* qui donnent des fruits non duveteux et à chair adhérente au noyau, ont des feuilles en général d'un vert pâle. Or, en faisant assimiler ces feuilles concurremment avec celles de la variété dite *Grosse-Mignonne* et qui sont très foncées, j'ai obtenu des différences peu importantes dans les dégagements d'oxygène ; par exemple $0^{cc},940$ pour la feuille verte, et $0^{cc},880$ pour la feuille pâle. Il est vrai que celle-ci est plus épaisse (216 μ au lieu de 189), et ses deux assises palissadiques sont proportionnellement plus développées, mais ses chloroleucites sont moins verts et leurs granulations plus marquées. Il y a donc à peu près compensation entre ces deux facteurs opposés, plus grande épaisseur du mésophylle et réduction de la chlorophylle, ce qui fait que les énergies assimilatrices de deux feuilles de nuances vertes très différentes sont presque identiques.

Mais deux autres variétés de Pêcher m'ont donné des résultats plus curieux. Ce sont la variété *Valdy* à feuilles très vertes et la variété *Béti Robin* à feuilles blondes. Les feuilles de ces variétés ont la même épaisseur, la même structure, et malgré leur différence très accusée de coloration elles assimilent autant l'une que l'autre (Pl. III et IV, fig. 1*a* et 1*b*.

La teinte blonde de la seconde variété tient à ce qu'il y a des plages de cellules régulièrement disposées, les unes plus nombreuses contre l'épiderme inférieur, les autres dans toute l'épaisseur du mésophylle, et qui sont moins vertes que le parenchyme environnant (Pl. II, fig. 5) ; il en résulte néanmoins que le tissu palissadique est à peu près le même dans les deux feuilles comme développement et comme coloration ; or ce tissu joue un rôle très important dans l'assimilation ; mais il n'en reste pas moins ce fait singulier

que deux plantes de même structure, mais inégalement riches en chlorophylle, ont la même énergie assimilatrice.

Prunier (*Prunus insititia*). — La même remarque s'applique à des résultats obtenus avec la *Reine-Claude dorée* à feuilles vert foncé et la *Reine-Claude diaphane* à feuilles blondes. Les feuilles ont la même structure dans les deux variétés, la même énergie assimilatrice, et pourtant la feuille blonde a des chloroleucites moins verts.

Conclusions. — Les colorations vertes plus ou moins foncées que présentent normalement les feuilles adultes de plantes appartenant à des variétés ou à des espèces voisines et développées dans les mêmes conditions de milieu, ne permettent pas toujours de *prévoir* et quelquefois même d'*expliquer* l'intensité de la fonction chlorophyllienne.

Si très souvent les feuilles d'un vert foncé ont une énergie assimilatrice supérieure à celle des feuilles d'un vert pâle (Céréales, Laitues et Romaines, Bégonias, Fuchsias), il arrive aussi :

1° Que des feuilles ayant la même teinte verte assimilent différemment (Fuchsia);

2° Que des feuilles d'un vert pâle assimilent autant et même plus que des feuilles d'un vert foncé (Pêcher, Prunier, Balisier, Chrysanthème, Troëne).

L'épaisseur du mésophylle, sa structure et en particulier le *développement du tissu palissadique* (1), le nombre, la dimension et la *teinte des chloroleucites* dans chaque cellule sont autant de facteurs dont les variations ont sur la coloration verte des feuilles et sur l'énergie assimilatrice des effets, soit concordants, soit opposés. En ce qui concerne la décomposition de l'acide carbonique, ces effets ont une résul-

(1) M. de Lamarlière, dans ses *Recherches sur l'assimilation spécifique chez les Ombellifères* (C. R. Acad., juil. 1891), a montré que les feuilles très découpées de certaines espèces ayant des assises en palissade plus nombreuses que les feuilles entières ou peu découpées, assimilent d'ordinaire beaucoup plus que ces dernières à surface égale.

tante que l'*expérience seule* peut faire connaître dans son sens et sa grandeur. Cette résultante semble même, dans certains cas, en contradiction avec les données de l'anatomie (Pêcher, Prunier, Spirée, Balisier).

Il y a donc, en dehors des modifications de la structure, d'autres causes (peut-être l'activité propre des leucites ou la nature des chlorophylles) *qui font varier l'assimilation.*

CHAPITRE II

PLANTES A FEUILLAGE COLORÉ AUTREMENT QU'EN VERT

On cultive dans les jardins et dans les parcs un certain nombre de plantes dont le feuillage est normalement coloré, soit en rouge, soit en violet ou en brun, soit en jaune. Il en est d'autres qui rougissent parfois accidentellement ou régulièrement au printemps ou à l'automne. D'autres enfin, bien connues aussi des horticulteurs, ont des feuilles dites panachées (1) et dont la teinte toujours assez pâle varie du jaune franc ou verdâtre au blanc jaunâtre et même au blanc argenté.

Je me suis proposé de rechercher comment se comportent les feuilles de ces plantes au point de vue de la décomposition de l'acide carbonique, et je les ai comparées sous ce rapport aux feuilles appartenant à des variétés vertes de la même espèce.

§ 1. — **Plantes rouges.**

a. *La substance rouge.* — Si nous examinons des feuilles de *Hêtre pourpre*, de *Coleus*, de *Perilla Nankinensis*, de *Lobelia ignea*, etc., nous voyons que le mésophylle est entièrement vert, mais que les cellules des deux épidermes sont pour la plupart colorées en rouge.

(1) Cette expression pouvant être interprétée dans des sens différents sera plus loin l'objet de quelques explications.

Dans une *Betterave rouge*, un *Prunus Pissardi*, etc., la matière colorante se rencontre dans tous les tissus de la feuille ; elle existe donc dans des cellules à chlorophylle ; mais comme elle est localisée dans les vacuoles, elle n'est pas en contact avec les chloroleucites et ne peut par suite les altérer.

Enfin, dans beaucoup d'autres plantes on ne la trouve guère que dans les cellules palissadiques.

La substance rouge existe donc concurremment avec la chlorophylle qui, absolument intacte, remplit sa fonction normale de décomposition de l'acide carbonique. Elle masque seulement, suivant sa concentration dans le suc cellulaire et sa répartition dans les tissus, la teinte verte ordinaire et communique aux feuilles ces tons si variés qui sont tant recherchés dans l'ornementation.

Cette matière colorante, soluble dans l'eau, porte indifféremment aujourd'hui le nom d'*érythrophylle* (1) ou d'*anthocyanine*. Elle est bleue quand le suc cellulaire est alcalin, rouge quand il est acide, violet quand il est neutre. C'est cette substance que l'on rencontre dans un grand nombre de fleurs bleues, violettes ou rouges ; mais dans ce cas le nom d'anthocyanine seul est employé.

Comme on le voit, la coloration des plantes supérieures à feuilles rouges est différente de celle des Algues. Chez les Floridées, par exemple, ce sont les chromoleucites qui renferment dans leur substance protoplasmique incolore un principe supplémentaire rose vif, soluble dans l'eau, insoluble dans l'alcool et l'éther, la *phycoérythrine*, et qui masque complètement la chlorophylle, donnant ainsi à la plante sa couleur propre. Ce principe colorant aurait, selon M. Engelmann, ainsi qu'il a déjà été dit, un rôle assimilateur, tandis qu'il n'en est rien pour l'anthocyanine.

(1) Ne pas confondre cette matière colorante avec l'érythrophylle de Bourgarel, qui n'est autre que la carotine d'Arnaud, carbure d'hydrogène qui accompagne la chlorophylle et prend en solution sulfocarbonique une belle teinte rouge.

Les plus anciennes observations vraiment dignes de ce nom concernant la substance rouge, remontent au physiologiste genevois Senebier (1). Il montra que dans le *Cyclamen*, l'épiderme des feuilles seul est coloré en rouge; mais il ne s'est pas rendu compte, pas plus d'ailleurs que de Saussure (2), qui quelques années après faisait assimiler des feuilles d'*Atriplex hortensis var. rubra*, de la nature de la matière colorante ni de son état dans les cellules.

Ch. Morren(3), en 1827, reconnut que dans la plupart des taches de l'*Orchis latifolia*, c'est encore l'épiderme seul qui est coloré. Il trouva en outre que la substance rouge, à cause de l'identité des réactions obtenues, devait être la même dans les macules des feuilles, de la tige, des bractées et des fleurs.

A cette époque, l'attention des botanistes et des chimistes se porta surtout sur la nature de la substance rouge. Le manque de connaissances précises sur l'anatomie des feuilles colorées et le mode d'apparition de cette substance, des expériences chimiques mal interprétées, conduisirent à formuler la célèbre théorie de la *Chromule*, qui fut en faveur dans la science pendant un certain temps.

En effet, Guibourt (4), en 1827, annonça que la substance rouge est un principe qui remplace la matière verte.

Macaire Princeps (5), en 1828, ayant trouvé que les feuilles jaunes en automne ne dégagent plus d'oxygène, admit que la matière jaune était de la chlorophylle oxygénée ; et, comme dans un certain nombre de cas le rouge succède au jaune, il considéra la substance rouge comme un terme supérieur d'oxygénation de la matière verte. Il montra en

(1) Senebier, *Physiologie végétale*, dans *Encyclopédie méthodique*. Paris, 1791, article : COULEUR DES PLANTES.

(2) De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris, 1804, p. 56.

(3) Ch. Morren, *Responsio ad questionem : Quæritur Orchidis latifoliæ descriptio botanica et anatomica*. Gand, 1827.

(4) Guibourt, *Journ. de Pharmacie*, 1827, p. 27.

(5) Macaire Princeps, *Sur la coloration automnale* (Soc. de Phys. de Genève, vol. IV, p. 50).

outre, ce qui confirmait le travail de Ch. Morren, que la matière rouge des bractées, des calices et celle des pétales de *Salvia splendens*, présentent les mêmes propriétés que la substance colorante des feuilles qui rougissent à l'automne.

Ayant trouvé de plus que les acides ramènent la matière verte des plantes au jaune, puis au rouge, alors que les alcalis font verdir les feuilles de Peuplier, qui jaunissent en octobre, et les feuilles rouges du Sumac, il conclut qu'il n'y avait dans les plantes qu'une seule matière colorante fondamentale, la *Chromule*, qui par son degré d'oxygénation devait déterminer toutes les autres couleurs.

Deux autres chimistes, Schübler et Funck (1), étaient aussi arrivés à cette conclusion. La théorie de la *Chromule* fut adoptée par de Candolle, qui la développa dans son *Traité de Physiologie végétale*; et, de là, elle passa dans tous les écrits des botanistes contemporains, Lindley, Agardt, Link, etc. Selon de Candolle, la chromule verte des feuilles tend au rouge par le jaune et l'orangé quand elle est plus oxydée, et l'ensemble des couleurs ainsi obtenues constitue la *série xanthique*; elle tend aussi au rouge par le bleu et le violet en perdant de l'oxygène : c'est la *série cyanique*.

Cette théorie fut d'ailleurs vite attaquée.

Berzélius avait isolé la matière colorante rouge des feuilles et montré qu'on la retrouve dans les fruits et dans un grand nombre de fleurs rouges; c'est lui qui nomma cette substance *érythrophylle*.

Alors en 1835, Marquart (2) prouva que l'érythrophylle est voisine du principe bleu des fleurs qu'il nomma *anthocyanine*, réservant le nom *d'anthoxanthine* pour la matière colorante jaune des pétales. Il combattit la théorie de l'oxydation de de Candolle, Schübler et Macaire, mais il arriva au même résultat en faisant dériver l'anthocyanine de la chlorophylle par soustraction de l'eau; on aurait eu alors

(1) Schübler et Funk, *Untersuchungen über die Farben der Blüthen*. In-8°, Tubingen, 1825, p. 32.

(2) Marquart, *Ueber die Farben der Blüthen*. Bonn, 1835.

une matière bleue qui se colorerait en rouge par les acides ou l'oxygène.

Selon Hope (1), la matière colorante rouge résulte de l'action d'un acide sur un principe incolore, le *chromogène*, source de toutes les couleurs des organes. Ce chromogène serait formé de deux principes, l'un qui produit le rouge sous l'influence des acides, l'*érythrogène*, et l'autre qui, en se combinant avec les alcalis, devient jaune ou vert, le *xanthogène*.

En 1854, Frémy et Cloëz (2) décelèrent dans les fleurs l'existence de quatre principes colorants : 1° la *cyanine*, substance bleue qui correspond à l'anthocyanine de Marquart; 2° une autre *matière colorante rose*, qui n'est que de la cyanine virée au rose dans un acide; 3° deux principes jaunes, l'un insoluble, la *xanthine*; l'autre soluble, la *xanthéine*. Pour ces savants chimistes, les fleurs bleues ont un suc neutre et les fleurs et feuilles rouges un suc acide. L'érythrophylle de Berzélius peut être considérée comme un acide faible, et l'anthocyanine de Marquart, ou cyanine de Frémy et Cloëz, comme une combinaison de cet acide analogue au bleu de tournesol.

Quant à cette coloration verte obtenue par Macaire et Schübler en plongeant des feuilles rouges dans un alcali, elle n'a rien de commun avec la chlorophylle, comme Berzélius l'a montré.

D'ailleurs Martens (3), en 1855, expliqua cette coloration verte du suc cellulaire rouge sous l'influence des alcalis; l'érythrophylle vire au bleu et se mélange avec un principe dissous que les alcalis font passer au jaune, et qui paraît identique à la xanthéine de Frémy; le bleu et le jaune engendrent alors la coloration verte, mais dans le suc cellulaire seulement et indépendamment de la chlorophylle.

(1) Hope, *Institut*, 15 fév. 1837, p. 59.
(2) Frémy et Cloëz, *C. R. Acad.*, t. XXXIX, p. 194.
(3) Martens, *Nouv. rech.* (Bull. Acad. royale de Bruxelles, t. XXII, part. I, p. 155-157).

Ainsi, la substance rouge ne dérive nullement de la chlorophylle, comme le voulait la théorie de la *Chromule*. Les anatomistes étaient aussi arrivés à cette conclusion.

C'est Mohl (1) qui le premier montra que la matière rouge se forme en dehors de la matière verte. On la voit en effet dans des cellules où il n'y a jamais eu de chlorophylle, comme dans l'épiderme par exemple ; quand, dans les jeunes feuilles d'un bouton, la chlorophylle disparaît et la substance rouge se forme, ces deux phénomènes sont entièrement distincts; enfin, en agissant par l'acide sulfurique sur la partie inférieure des feuilles de *Sempervivum tectorum*, cette partie qui était incolore devient rouge, et il est facile de reconnaître que c'est le suc cellulaire qui s'est coloré.

En 1855, Kützing (2) observa que la substance rouge ou bleue ne colore pas le protoplasme dans les baies d'*Actæa spicata* et dans les cellules des étamines de *Tradescantia virginica*.

En 1857, Chevreul (3) montra que dans les taches foliaires de *Pelargonium zonale*, la couleur brune est due à la présence dans le suc cellulaire d'une substance rouge qui, une fois isolée, laisse aux feuilles la teinte verte normale.

Ed. Morren (4), en 1858, étudia anatomiquement un grand nombre de plantes rouges, et put formuler la conclusion suivante qui est l'expression parfaite de la réalité : « L'observation prouve que partout dans les feuilles rouges, dans les fruits et dans les fleurs, l'érythrophylle se forme directement, soit dans les cellules où il n'a jamais existé de chlorophylle, soit en laissant celle-ci intacte à côté d'elle. Dans les feuilles rougies à l'automne, alors qu'une apparence trompeuse et une observation superficielle peuvent induire

(1) Mohl, *Recherches sur la coloration hibernale des feuilles* (Ann. Sc. nat., 2e série, t. IX. Trad. de Buchinger).

(2) Kützing, *Anat. und Phys. d. Pflanzen*, 1855, p. 109.

(3) Chevreul, *Explication de la zone brune des feuilles du Geranium zonale* (C. R. Acad., XLV, p. 397).

(4) Ed. Morren, *Dissert. inaug. sur les feuilles vertes et colorées*. Gand, 1858.

en erreur, la matière colorante rouge se forme pendant que la chlorophylle jaunit et disparaît, mais ces deux phénomènes sont indépendants. » Il montra, lui aussi, que la substance rouge est dans le suc cellulaire, et qu'elle ne peut altérer les chloroleucites, qui sont, eux, dans le protoplasme.

Par quelles actions chimiques la substance rouge prend-elle naissance? On ne le sait pas bien encore à l'heure actuelle.

Pick (1) admet, comme Hope, l'existence d'un chromogène dans le suc cellulaire. Ce chromogène serait du groupe des tanins. Tout récemment, Overton a publié dans *Nature*, les résultats d'un travail sur le rougissement automnal ; pour cet auteur, l'anthocyanine serait un glucoside résultant de la combinaison de sucres en excès avec les tanins du suc cellulaire.

Il faudrait ajouter, pour être complet sur cette question de la coloration, qu'à la suite des travaux de Verdeil (2), qui prétendait avoir trouvé du fer dans la chlorophylle, on rapprocha cette substance de l'hémoglobine et on édifia une nouvelle théorie sur la chromurgie des plantes. Raspail (3) regardait la chlorophylle comme un « caméléon végétal », « une combinaison de potasse qui abonde dans la sève et du manganèse que l'on retrouve dans les surfaces, ou du fer qui dans certains cas serait succédané du manganèse, combinaison qui, dans nos laboratoires, passe par toutes les nuances possibles du spectre solaire sous l'influence variée de l'oxygénation ». Les recherches de Gris concernant l'influence des sels de fer sur la formation de la chlorophylle, donnèrent à cette théorie un moment de force. On était d'ailleurs porté à croire, par suite des expériences de Lémery,

(1) Pick, *Ueber die Bedeutung des rothen farbstoffes bei den Phanerogamen und die Beziehungen desselben zur Stärkewanderung* (Bot. Central., t. XVI, 1883, p. 281, 314, 343, 375).

(2) Verdeil, *Recherches sur la matière colorante verte des plantes et sur la matière colorante rouge du sang* (C. R. Acad., 22 déc. 1851).

(3) Raspail, *Nouv. système de Phys. végét.*, p. 273.

de Geoffroy, de Menghini, que le fer jouait un grand rôle dans la coloration des êtres. Bien avant Raspail, Haüy avait dit : « Lorsque la nature prend le pinceau, c'est toujours le fer qui garnit sa palette. » Mais ce qui est en partie vrai pour les minéraux, ne l'est pas forcément pour les animaux et les plantes. De nombreuses matières colorantes organiques ne contiennent pas de fer ; d'ailleurs Brande (1), Vauquelin (2), Schérer (3), Mulder et van Goudœver (4), prouvèrent que ce n'est pas le fer qui communique à l'hémoglobine sa coloration rouge, et plus tard Armand Gautier et Hoppe-Seyler (5) montrèrent que ce métal n'existe pas dans la molécule chlorophyllienne.

Je donnerai plus loin quelques indications sur les propriétés physiologiques de la substance rouge et sur sa signification biologique, bien que cette dernière question ne rentre que très accessoirement dans le cadre de ce travail. Au reste, en ce qui concerne le rôle de l'anthocyanine, je puis dire dès maintenant que la plupart des biologistes qui en ont parlé ont plutôt émis des considérations téléologiques qu'ils n'ont fourni d'explication véritable.

b. *Influence de la substance rouge sur le verdissement et la décomposition de l'acide carbonique.* — Dans les expériences d'assimilation que j'ai exécutées sur les plantes rouges, j'ai été amené à étudier anatomiquement un grand nombre de variétés. Très souvent j'ai été frappé de ce fait que dans les cellules dépourvues d'anthocyanine, et aussi dans celles dont le principe colorant s'était diffusé dans l'eau de la préparation, les chloroleucites apparaissaient avec une teinte verte peu prononcée, tirant parfois sur le jaune comme dans le *Prunus Pissardi* en été et certains *Coleus*, alors que dans

(1) Brande, *Ann. de Chimie*, XCIV, p. 52.
(2) Vauquelin, *Ann. de Chim. et de Phys.*, t. I, p. 9.
(3) Schérer, *Ann. d. Chem. und Pharm.*, XL, 1.
(4) Mulder et Van Goudœver, Milne-Edwards, *Leçons de Physiol.*, t. I, p. 179.
(5) *Loc. cit.*

les variétés ou espèces voisines qui ne sont pas rouges, ces leucites étaient d'un vert plus intense.

A quoi cela tient-il? Dans le précédent chapitre, j'ai signalé un certain nombre de plantes vertes qui, bien que très voisines, diffèrent entre elles par l'intensité de coloration de leur feuillage. Or, j'ai montré que dans bien des cas cette différence de teinte a sa source dans celle des chloroleucites eux-mêmes.

Sommes-nous en présence d'un fait analogue chez les plantes rouges; autrement dit, la faible coloration des chloroleucites tient-elle à la nature même de ces plantes?

Si l'hésitation n'est pas possible pour les plantes vertes, il n'en est plus de même *a priori* pour les plantes rouges. On peut se demander, en effet, si l'anthocyanine ne gêne pas le verdissement.

Pick (1) a montré que cette substance absorbe, dans la lumière blanche notamment, tous les rayons jaunes et une partie des rayons verts, depuis la raie D ($\lambda = 0,59$) jusqu'à la raie *b* ($\lambda = 0,52$).

Engelmann (2), avec sa méthode microspectroscopique, a trouvé soit une bande d'absorption dans le jaune et le vert et limitée par les longueurs d'onde $\lambda = 0,59$ et $\lambda = 0,50$ (*Lobelia*, *Cissus*), soit trois bandes dont la première très foncée entre $\lambda = 0,600$ et $\lambda = 0,575$, la seconde moins foncée entre $\lambda = 0,588$ et $\lambda = 0,533$, et la troisième très faible entre $\lambda = 0,520$ et $\lambda = 0,495$ (*Tradescantia zebrina*, *T. discolor*; *Erythrotes Beddomei*).

Kraus (3) avait déjà obtenu ces résultats pour le *Tradescantia*, sauf qu'il n'avait pas vu la troisième bande.

On remarquera que les radiations absorbées sont précisément celles qui favorisent le plus le verdissement (Gardner, Guillemin, Sachs, Wiesner). La courbe qui figure l'influence de la réfrangibilité sur ce dernier phénomène a son

(1) Pick, *loc. cit.*
(2) Engelmann, *loc. cit.*
(3) Kraus, *Zur Kenntniss d. Chloroph. u. s. w.* Stuttgart, 1872.

maximum de hauteur dans le jaune, un peu à droite de la raie D dont la longueur d'onde est $\lambda = 0,589$; cette courbe s'abaisse brusquement ensuite dans les deux moitiés du spectre. — On peut donc se demander si la lumière blanche dépouillée de ses rayons les plus actifs est capable de provoquer un verdissement aussi intense dans les feuilles rouges que dans les feuilles vertes.

J'ai cherché à résoudre cette question expérimentalement. A cet effet, j'ai eu recours à un procédé analogue à celui qui a été employé par Kny (1) pour mettre en évidence le rôle protecteur de l'anthocyanine contre la destruction de la chorophylle, et par Pick (2), pour démontrer que cette substance favorise la migration de l'amidon.

J'ai extrait la matière colorante des feuilles de la Betterave rouge; et, après l'avoir étendue d'eau distillée de façon que la concentration soit faible, j'en ai empli une auge en verre à faces parallèles ; la solution, très transparente, d'un beau rouge pâle, se trouvait ainsi sous une épaisseur de 2 centimètres environ. Une autre auge semblable à la première fut remplie d'eau pure, et toutes deux furent placées dans une boîte en bois à deux compartiments séparés par une cloison verticale, de façon à former une face laissant passer la lumière (fig. 3). Cette boîte était dans une serre exposée à une lumière très diffuse. Deux plants de Maïs étiolés furent placés, l'un derrière l'auge à liquide coloré, l'autre derrière l'auge à eau distillée; un troisième plant de Maïs se trouvait à côté de la boîte

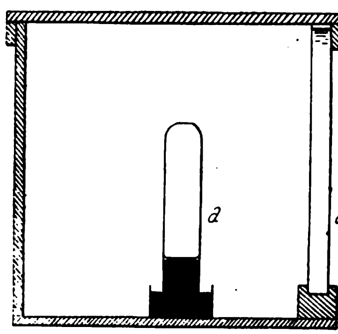


Fig. 3. — Coupe transversale de la caisse employée dans les expériences sur les propriétés de la substance rouge. — *a*, éprouvette ou plante étiolée ; *b*, auge en verre contenant la substance rouge.

(1) Kny, *Zur physiologischen Bedeutung des Anthocyans* (Estratto dagli Atti del Congresso Bot. Internat. di Genova, 1892).

(2) Pick, *loc. cit.*

servant de témoin. Au bout de deux jours, ce dernier plant était d'un vert intense ; celui qui se trouvait derrière l'eau distillée était vert également, mais avec une teinte un peu moins foncée ; derrière le liquide rouge, le verdissement avait été extrêmement faible ; or la disposition de l'expérience montre que la cause de cette différence doit être recherchée uniquement dans l'absorption de radiations par l'anthocyanine (Pl. III et IV, fig. 6*a* et 6*b*).

Mais l'auge à liquide rouge examinée au spectroscope absorbait complètement le jaune et le vert, et assez fortement le bleu et le violet ; le rouge seul passait assez bien. On comprend alors pourquoi le verdissement derrière cette auge a été si peu intense.

Or, d'après les recherches de Pick et surtout celles d'Engelmann faites sur les cellules rouges elles-mêmes, il résulte que dans la moitié droite du spectre, l'absorption est très faible. Par conséquent, le liquide que j'ai employé, à cause de la grande épaisseur traversée, n'était pas assez dilué. J'ai alors ajouté de l'eau distillée de façon que le spectre d'absorption soit sensiblement le même que celui qui a été observé par Engelmann ; mais dans ce cas, la différence de verdissement derrière les deux auges fut à peine sensible.

On ne peut donc pas dire que dans les feuilles l'absorption de certaines radiations par l'anthocyanine nuise d'une manière appréciable à la formation de la matière verte.

D'ailleurs, quand l'épiderme seul est coloré, on est très souvent en présence d'un parenchyme aussi riche en chlorophylle que celui des feuilles appartenant aux variétés vertes (Arroche rouge, Hêtre pourpre, certains Coleus, etc.).

Passons maintenant à l'influence directe de la substance rouge sur la fonction chlorophyllienne.

Pick, Engelmann, Stahl (1) ont insisté beaucoup sur ce fait que le spectre d'absorption de l'anthocyanine est *sensi-*

(1) Stahl, *Ueber die bunte Laubblätter* (Ann. du Jard. botan. de Buitenzorg, vol. XIII, 2, p. 137-216, m. 2 Taf. Analyse par Kienitz-Gerloff *in* Bot. Zeit., 1896).

blement complémentaire de celui de la chlorophylle et que, par conséquent, dans les feuilles, la matière rouge ne peut nullement affaiblir l'énergie assimilatrice. Il faut pourtant remarquer qu'entre la raie D et la raie *b* se trouvent les radiations qui correspondent aux bandes III et IV de la chlorophylle; or ces radiations sont absorbées par l'anthocyanine ainsi qu'une partie de celles qui produisent les trois larges bandes dans la moitié la plus réfrangible du spectre. On ne peut donc nier *a priori* que la substance rouge ne doive se montrer dans une certaine mesure défavorable à la fonction chlorophyllienne.

Mais, d'autre part, Pick admet que la substance rouge favorise la migration de l'amidon formé dans les feuilles en absorbant les rayons de lumière blanche qui s'y opposent; or on sait, d'après Sachs et Saposchnikoff, que quand l'amidon reste en place, l'assimilation s'arrête; il en résulterait que l'anthocyanine doit favoriser indirectement de ce chef la décomposition de l'acide carbonique.

Stahl est arrivé à la même conclusion; mais, pour lui, la migration de l'amidon se trouverait favorisée grâce à la chaleur provenant des radiations absorbées par l'anthocyanine. Il a montré par des recherches thermo-électriques et par des expériences de fusion d'un enduit gras appliqué sur les feuilles, que les parties rouges absorbent plus de chaleur que les parties vertes. Kny a obtenu le même résultat; ainsi, en plaçant dans un flacon à glaces parallèles des feuilles rouges, et dans un autre des feuilles vertes, et en exposant le tout à la lumière blanche dépouillée de ses rayons calorifiques par une dissolution d'alun, on voit que le thermomètre plongé dans la masse de feuilles rouges marque par exemple 4 degrés de plus que celui qui est entouré de feuilles vertes.

Et maintenant, au sujet de cette action favorable ou défavorable de l'anthocyanine sur l'assimilation, consultons l'expérience directe.

Je me suis servi à cet effet de la caisse à deux comparti-

ments dont il a été question plus haut. Une auge était remplie du liquide rouge extrait des feuilles d'*Achyranthes*; une autre ne contenait que de l'eau distillée. Deux feuilles de Troëne, aussi identiques que possible, étaient mises à assimiler dans deux éprouvettes renfermant le même air chargé d'acide carbonique. L'une de ces éprouvettes fut placée derrière le liquide rouge et l'autre derrière l'eau distillée.

Dans une première expérience, après quatre heures d'exposition à la lumière diffuse, la feuille placée derrière le liquide rouge dégagea $2^{cc},550$ d'oxygène, et l'autre $5^{cc},58$; ce qui donne comme rapport d'assimilation : $\frac{2,55}{5,58} = 0,46$.

Or, au spectroscope, comme dans l'expérience sur le verdissement, l'auge à liquide coloré éteignait le jaune et le vert et assez fortement le bleu et le violet.

En ajoutant au liquide son volume d'eau distillée, le rapport d'assimilation devint 0,62 ; en faisant la même opération pour le second liquide, j'obtins comme rapport 0,75. Au spectroscope l'absorption était cette fois localisée surtout dans le jaune et le vert.

Il paraît donc acquis que, *par la radiation qu'elle absorbe, la substance rouge des feuilles ne peut que nuire à l'assimilation.*

Mais cette action nuisible variera avec l'intensité de coloration des cellules à anthocyanine, le nombre de ces dernières et leur répartition. Il ne faut pas oublier que presque toujours, quand l'épiderme est coloré, il y a des groupes plus ou moins importants de cellules qui sont dépourvus de substance rouge ; il en est d'ailleurs de même pour le parenchyme.

C'est précisément pour apprécier l'importance de cette action nuisible que je me suis proposé de comparer l'énergie assimilatrice des feuilles rouges à celle des feuilles vertes de la même espèce.

c. *L'énergie assimilatrice des feuilles rouges.* — Je ne m'oc-

cuperai ici que des feuilles qui présentent d'une façon normale des teintes rouges dans tout le cours de leur développement. J'examinerai à part les cas de rougissement qui se produisent régulièrement ou accidentellement chez certaines plantes au printemps ou à l'automne.

De Saussure (1) est le premier expérimentateur qui se soit occupé de l'assimilation des feuilles rouges. Selon lui, s'il est vrai, comme l'a montré Senebier, que les parties non vertes telles que le bois, les racines, la plupart des pétales, les panachures blanches des feuilles et les feuilles devenues jaunes ou rouges en automne, ne dégagent pas d'oxygène à la lumière, il ne faut pas en inférer que la couleur verte soit un caractère essentiel aux parties qui décomposent l'acide carbonique, ni un résultat nécessaire de cette décomposition; car, ajoute-t-il, la variété rouge de l'*Atrinlex hortensis* lui a fourni sous l'eau de source, dans l'espace de cinq ou six heures, sept ou huit fois son volume de gaz oxygène, la variété verte lui ayant donné un résultat identique.

De Candolle (2) a vu que l'*Ulva purpurea*, une Algue rouge, dégage de l'oxygène à la lumière.

Aug. Morren (3) a observé le même phénomène pour la Palmelle rouge.

Mais de Saussure et de Candolle voyaient dans la substance rouge ou jaune la cause du phénomène assimilateur, de même que dans la matière verte.

Mohl (4), le premier, a montré que les plantes, quoique rouges, possèdent de la chlorophylle tout à fait semblable à celle des feuilles vertes, mais masquée par l'anthocyanine. Il a été amené à penser alors que les échanges gazeux chez les plantes rouges confirment les rapports qui unissent la chlorophylle au dégagement d'oxygène.

(1) De Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*, p. 56.
(2) De Candolle, *Physiol. végét.*, t. I, p. 119.
(3) Aug. Morren, *Recherches sur l'influence de la lumière*, 1836.
(4) *Loc. cit.*

Cloez (1) combattit à nouveau l'interprétation de de Saussure qui avait été reprise par Corenwinder (2). Il montra que l'Arroche rouge est très riche en chlorophylle. De plus, en expérimentant sur les parties rouges et les parties jaunes des feuilles d'*Amaranthus tricolor* qui ne renferment pas de chlorophylle, il n'a pas trouvé de dégagement d'oxygène, alors que ce gaz était produit en abondance avec les parties vertes de la même feuille. Si donc une feuille rouge ou jaune décompose l'acide carbonique, cela ne tient pas à sa couleur, mais à ce qu'elle renferme de la chlorophylle, dont la teinte est masquée par un principe colorant supplémentaire dissous dans le suc cellulaire.

En 1890, M. Jumelle (3) songea à comparer l'assimilation chlorophyllienne des arbres à feuilles rouges avec celle de leurs congénères à feuilles vertes. En rapportant les quantités d'acide carbonique décomposé par de jeunes arbres à l'unité de poids sec des feuilles, il trouva que dans les variétés rouges ou cuivrées, l'assimilation est toujours plus faible que dans les espèces correspondantes à feuillage vert, et que les différences d'intensité peuvent être assez grandes. Ainsi, par exemple, le Hêtre cuivré, le Sycomore pourpre assimilent six fois moins, toutes conditions égales d'ailleurs, que le Hêtre et le Sycomore ordinaires. M. Jumelle ajoute que ces faits expliquent pourquoi les arbres à feuilles rouges ont un accroissement beaucoup moins rapide que les mêmes arbres à feuilles vertes. Toutefois il n'étudie pas anatomiquement les feuilles ayant servi aux expériences et il ne cherche pas la raison de cet affaiblissement de la fonction chlorophyllienne.

Enfin, en 1894, M. Jönsson (4) montra que la coloration rouge, très accentuée chez les Muscinées développées à la lumière, a pour effet de retarder beaucoup la respiration et

(1) Cloez. *C. R. Acad.*, 16 nov. 1863.
(2) Corenwinder, *C. R. Acad.*, t. LVII, p. 266, et Note, p. 915.
(3) Jumelle, *C. R. Acad.*, 1er sept. 1890.
(4) Jönsson, *C. R. Acad.*, t. CXIX, p. 440.

l'assimilation. En rapportant au poids sec, l'auteur a trouvé des rapports d'assimilation voisins de 0,70. Mais chez les Mousses ce sont les membranes qui se colorent en rouge et le contenu protoplasmique est lui-même modifié.

J'ai repris cette question de l'assimilation comparée des feuilles rouges et des feuilles vertes, mais en rapportant les quantités d'oxygène dégagé à l'unité de surface. J'ai examiné en outre la structure anatomique de chaque feuille et j'ai fait porter mes expériences sur un grand nombre de plantes ligneuses et herbacées.

Arroche (*Atriplex hortensis*). — Deux feuilles de même surface, l'une de la variété rouge d'*Atriplex hortensis*, l'autre d'Arroche blonde, ont dégagé, exposées pendant une heure à la lumière directe du soleil et dans une atmosphère contenant 8,01 p. 100 d'acide carbonique, la première, 5,52 p. 100 d'oxygène et la seconde 5,47. Il y a donc égalité d'énergie assimilatrice entre les deux variétés, ainsi que l'avait d'ailleurs montré déjà de Saussure.

Les deux feuilles ont la même épaisseur ; on rencontre même de temps en temps des feuilles rouges plus épaisses que des feuilles vertes, ce qui est assez fréquent aussi chez le Hêtre. L'anthocyanine n'existe que dans les deux épidermes ; quelques cellules du parenchyme lacuneux en contiennent, mais on n'en trouve jamais dans le parenchyme en palissade et l'épiderme supérieur est très peu coloré ; enfin le tiers environ des cellules épidermiques ne renferme pas d'anthocyanine. Quant aux chloroleucites ils sont aussi nombreux, aussi gros et aussi verts dans les deux variétés. La substance rouge n'exerce donc chez l'*Atriplex* aucune action sensible ni sur le verdissement ni sur l'assimilation.

Épine-Vinette (*Berberis vulgaris*). — La variété rouge a des feuilles identiques comme structure à celles de la variété verte ; il n'y a pas non plus de différence à signaler dans les chloroleucites. La substance rouge se rencontre par plages

souvent assez éloignées dans l'assise palissadique ; ces plages ont une teinte très pâle.

Or l'énergie assimilatrice est la même dans la variété rouge et dans la variété verte.

Épipacte (*Epipactis latifolia*). — Cette Orchidée a la partie inférieure de sa tige colorée en violet ; l'anthocyanine n'existe que dans l'épiderme. Sous ce dernier se trouve un parenchyme chlorophyllien. Si on compare un segment de tige pourvu de substance rouge avec un segment d'une autre tige restée verte, on trouve qu'à surface égale l'assimilation est la même.

Hêtre (*Fagus silvatica*). — Cette plante présente deux variétés rouges : *Fagus silvatica var. purpurea* ou Hêtre pourpre, et *Fagus silvatica var. cuprea* ou Hêtre cuivré. En comparant la variété pourpre au Hêtre ordinaire, j'ai obtenu des rapports d'assimilation voisins de 1 et quelquefois même supérieurs à 1 (1). Or la structure est identique dans les deux plantes ; les chloroleucites sont aussi nombreux et présentent les mêmes dimensions et la même intensité de coloration. Il n'y a d'anthocyanine que dans les deux épidermes, et encore la moitié des cellules en est dépourvue (fig. 4). Les rapports d'assimilation dépendent donc uniquement de l'épaisseur du mésophylle et de son degré de différenciation. Quand j'ai trouvé des nombres supérieurs à 1, c'est que la feuille rouge était plus épaisse que la feuille verte.

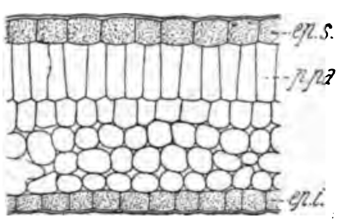


Fig. 4. — *Hêtre pourpre.* — L'épiderme seul renferme de la substance rouge. — Mêmes lettres que précédemment.

Avec le Hêtre cuivré, le rapport s'est abaissé à 0,60, mais dans ce cas la feuille verte a un mésophylle plus épais (94 µ

(1) C'est toujours l'énergie assimilatrice de la feuille verte qui est prise comme unité dans le cours de ce chapitre.

au lieu de 81); son parenchyme en palissade est proportionnellement plus développé (40 μ au lieu de 30) et les chloroleucites sont plus gros et plus verts. L'anthocyanine, chez le Hêtre cuivré, est encore localisée dans l'épiderme; elle n'a évidemment pas plus dans cette variété que dans le Hêtre pourpre, d'influence sur le verdissement et la décomposition du gaz carbonique; c'est à la nature de la plante seule qu'il faut attribuer la structure moins différenciée de la feuille et la plus faible coloration des chloroleucites.

Les rapports d'assimilation trouvés par M. Jumelle ont été de 0,93 avec le Hêtre pourpre et de 0,17 seulement avec le Hêtre cuivré.

Betterave (*Beta vulgaris*). — La comparaison entre la variété rouge et la variété verte présente d'assez grandes difficultés à cause des feuilles cloquées inégalement et dont on ne peut évaluer la surface avec certitude, et aussi parce que ces feuilles ne sont pas souvent, en raison de leur mode d'évolution, dans des états physiologiques identiques.

Si j'ajoute que l'épaisseur des feuilles est très variable, on comprendra que j'aie pu trouver des résultats fort différents.

Ainsi, dans une première expérience, le rapport d'assimilation s'est élevé à 0,93; dans une seconde il a été de 0,65 et dans une troisième de 0,90; mais dans deux autres il s'est abaissé à 0,40 et 0,35.

Les rapports les plus élevés correspondent à des feuilles rouges plus épaisses que les feuilles vertes (442 μ contre 337). Quant aux nombres 0,35 et 0,40 ils ont été obtenus avec des feuilles ayant la même épaisseur.

La structure du mésophylle est identique dans les variétés rouges et dans celles qui sont vertes. Mais dans les premières les chloroleucites, qui parfois même sont plus nombreux, sont toujours plus pâles et à granulations incolores peu apparentes.

L'anthocyanine est très abondante; on la rencontre par plages dans tout le mésophylle.

Prunier (*Prunus Pissardi*). — J'ai comparé pendant le mois d'Août cette espèce au *P. Myrobolana*. Les deux feuilles sont absolument identiques comme structure. Mais, dans l'espèce à feuilles rouges, les chloroleucites sont moins nombreux et surtout moins verts ; ils ont même une teinte un peu jaunâtre, voisine de celle que nous observerons plus loin chez certaines variétés de *Coleus*. La substance rouge se rencontre par plages dans l'épiderme et le mésophylle (fig. 5). Aussi les rapports d'assimilation dans les différentes expériences n'ont-ils pas dépassé 0,25, chiffre le plus souvent trouvé.

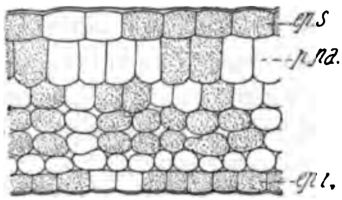


Fig. 5. — *Prunus Pissardi*. — Les cellules en pointillé renferment de la substance rouge. — Mêmes lettres que précédemment.

M. Jumelle donne comme rapport 0,77 ; mais on se rappelle qu'il expérimentait sur de jeunes arbres entiers et qu'il rapportait à l'unité de poids sec. De plus, il a comparé le *P. Pissardi* au *P. domestica*, dont les feuilles sont très différentes comme structure de celles de la variété rouge.

On sait que le *P. Pissardi* n'est, comme le *P. Myrobolana*, qu'une variété du *P. divaricata*.

Erable Sycomore (*Acer pseudo-Platanus*). — La variété rouge de cette plante ne contient d'anthocyanine que dans l'épiderme inférieur ; les chloroleucites sont plus jaunâtres que dans l'espèce verte ; aussi la feuille, à sa partie supérieure, est-elle d'un vert moins frais ; ajoutons que le mésophylle est aussi un peu moins épais. Le rapport d'assimilation est d'environ 0,60 (0,17 selon M. Jumelle). Or l'anthocyanine se trouvant dans l'épiderme inférieur n'a pu nuire au verdissement et à la décomposition de l'acide carbonique dans le parenchyme en palissade.

Bouleau (*Betula alba*). — La variété rouge que j'ai étudiée avait un mésophylle plus épais que dans la variété verte (159 μ au lieu de 121). Mais le tissu palissadique et le parenchyme

lacuneux étaient développés suivant la même proportion dans les deux cas. La feuille rouge eût donc dû assimiler davantage que la verte ; mais ses chloroleucites, quoique de même dimension, étaient d'un vert jaunâtre, et c'est ce qui explique la faiblesse du rapport d'assimilation qui est de 0,62 environ (0,33 d'après M. Jumelle). Cette fois, c'était l'épiderme supérieur seul qui renfermait de l'anthocyanine.

Coudrier (*Corylus Avellana*). — Le rapport d'assimilation est le même que dans le Bouleau et le Sycomore, 0,61 en moyenne. L'anthocyanine se rencontre dans les deux épidermes; sa teinte est plus foncée que dans le Bouleau, et les chloroleucites de la variété pourpre sont moins jaunâtres; mais le mésophylle est moins épais que dans la variété verte et le tissu palissadique est proportionnellement moins développé.

Balisier (*Canna*). — Les Cannas cultivés dans les jardins présentent de nombreuses variétés rouges, ainsi que des variétés vertes, dont les unes sont à feuillage foncé, bleuâtre, et les autres, d'un vert pâle.

Les feuilles vertes et rouges que j'ai comparées avaient la même structure. Dans les feuilles rouges, qui ne possèdent d'anthocyanine que dans l'épiderme, les chloroleucites sont aussi nombreux et aussi gros que dans celles des variétés vertes, mais leur teinte est moins foncée et leurs granulations incolores, plus apparentes. Les rapports d'assimilation ont varié entre 0,55 et 0,65.

Dans les Cannas et le Coudrier on peut donc encore expliquer les résultats obtenus, sans faire intervenir la substance rouge.

Achyranthe (*Achyranthes*). — Cette plante herbacée est d'un rouge très foncé, ce qui rend son emploi fréquent en mosaïculture. N'ayant malheureusement pas à ma disposition de variétés vertes, je n'ai pu la comparer qu'à l'*Amaranthus retroflexus*.

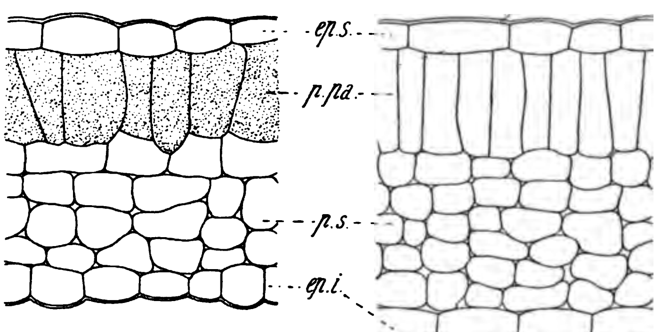
Or, il n'existait aucune différence dans la teinte des chloroleucites, bien que l'anthocyanine fût répandue chez l'Achyranthe, dans un très grand nombre de cellules. Il est vrai que chez l'*Amaranthus* les feuilles sont d'un vert pâle ; mais dans cette espèce, les feuilles sont moins épaisses, les cellules palissadiques très étroites et pauvres en chloroleucites; alors le rapport d'assimilation a été supérieur à l'unité (1,40 environ). C'est la feuille rouge qui assimile le plus.

Gouet (*Arum maculatum*). — On sait que les feuilles de cette plante présentent très souvent des taches noires d'une certaine étendue. J'ai découpé de petits carrés de 1 centimètre de côté dans ces macules et dans les parties avoisinantes restées vertes.

En comparant les dégagements d'oxygène de ces fragments de feuilles, j'ai obtenu comme rapports des nombres compris entre 0,67 et 0,70.

Mais, dans les parties tachées, les cellules palissadiques sont moins allongées que dans les parties vertes (90 μ au lieu de 120) et le mésophylle tout entier est moins épais; les chloroleucites sont moins gros et un peu moins verts, surtout

A



B

Fig. 6 et 7. — *Arum maculatum*. — A, Partie tachée ; B, partie verte. Les cellules, mêmes lettres que précédemment.

dans l'assise en palissade, qui seule, contient l'anthocyanine (fig. 6 et 7).

Pelargone (*Pelargonium*). — J'ai fait la même expérience sur des variétés de *Pelargonium* qui ont des bandes brunes sur les feuilles. Mais ici les rapports d'assimilation ont été plus élevés (0,77 à 0,80). Les parties tachées présentent encore de la substance rouge dans l'assise palissadique et les chloroleucites sont moins verts que dans le reste de la feuille ; mais la structure est la même, ce qui explique que les rapports d'assimilation soient plus élevés que chez l'*Arum*.

Laitues et Romaines (*Lactuca sativa*). — Des variétés de Laitues, dites brunes, possèdent de l'anthocyanine dans les deux épidermes et aussi dans un certain nombre de cellules des assises sous-épidermiques. En comparant des Laitues brunes et des Laitues vertes qui ont la même structure, on trouve, comme rapports d'assimilation, 0,80.

Si l'on compare ces mêmes Laitues colorées à des Romaines vertes dont le mésophylle est plus épais, le rapport s'abaisse à 0,65. Or, dans les variétés colorées, les chloroleucites sont moins gros et moins verts.

Les différences d'énergie assimilatrice s'expliquent donc chez ces plantes, de même que chez le *Pelargonium* et l'*Arum*, sans que l'on puisse attribuer à l'anthocyanine une influence sensible sur la décomposition de l'acide carbonique.

Colée (*Coleus*). — Les variétés de *Coleus* sont, comme nous le verrons, fort intéressantes à étudier. Mon attention s'est portée plus particulièrement sur trois d'entre elles.

1° *Coleus Bruanti*, à feuilles très foncées, vertes et rouges en dessus, et d'un vert pâle en dessous.

2° Var. *Hippolyte Jamin*, à feuilles moins foncées, vertes et jaunes en dessus, jaunâtres en dessous.

3° *Coleus Verschaffeltii*, à feuilles entièrement rouge marron en dessus, et rouge violacé en dessous.

Or, la seconde variété assimile six fois moins, et la troi-

sième sept fois moins que la première. Les différences d'énergie assimilatrice sont donc très grandes.

Pourtant les feuilles ont à peu près la même structure. L'anthocyanine ne se rencontre que dans l'épiderme, et nous savons déjà par de nombreux exemples que, dans ce cas surtout, elle ne joue aucun rôle nuisible appréciable dans le verdissement ni dans l'assimilation.

Mais le *Coleus Bruanti* a sous l'épiderme coloré des chloroleucites très verts et il assimile beaucoup. Dans les deux autres variétés ces leucites sont très pâles ; leur teinte est même d'un jaune ochracé dans la variété *Hippolyte Jamin* ; ils sont en outre, moins nombreux.

Il y a des variétés dans lesquelles les taches rouges sont transparentes ; les cellules du mésophylle sous-jacent sont alors dépourvues de matière verte. Inutile de dire que ces régions ne décomposent pas l'acide carbonique et affaiblissent d'autant l'énergie assimilatrice de la feuille entière.

Cloëz (1) a signalé des faits analogues chez l'*Amaranthus tricolor*, dont les feuilles sont panachées de vert, de jaune et de rouge ; les parties vertes seules dégagent de l'oxygène à la lumière ; les autres, qui ne contiennent pas de chlorophylle, ne peuvent qu'émettre de l'acide carbonique. Quant à l'*Amaranthus caudatus*, qui a les trois couleurs verte, jaune et rouge mélangées, ses feuilles décomposent l'acide carbonique, mais avec moins d'énergie que les feuilles vertes.

Observations sur les expériences précédentes. — Les résultats qui viennent d'être exposés s'éloignent parfois notablement, comme on a pu le voir, de ceux trouvés par M. Jumelle.

Il y a à cela plusieurs raisons :

1° M. Jumelle a rapporté les échanges gazeux au poids sec des feuilles, et non à leur surface ; on comprend alors

(1) Cloez, *loc. cit.*

qu'avec des bases de comparaison aussi différentes, — et elles le sont d'autant plus que les structures des feuilles sont moins voisines, — les résultats ne soient pas identiques. Ainsi des feuilles de même surface du *Prunus Myrobolana* et du *Prunus Pissardi* ont les mêmes poids secs, mais il n'en est pas de même pour cette dernière espèce et le *P. domestica* employé par M. Jumelle. Le poids sec d'une feuille de *P. Myrobolana* ou de *P. Pissardi* étant dans un cas de 40 milligrammes, celui d'une feuille de *P. domestica* s'élevait à 70 milligrammes. Or, il n'y a nullement proportionnalité directe entre le poids sec et l'énergie assimilatrice.

2° M. Jumelle, il est vrai, a opéré sur de *jeunes plants*, et il lui était difficile de calculer la surface de toutes les feuilles.

L'emploi de ces jeunes plants est aussi une cause de différence notable. J'ai remarqué en effet que la quantité de chlorophylle et la répartition de la substance rouge varient plus ou moins avec l'âge de la plante et des feuilles. Il est en outre difficile d'obtenir des plants ayant des feuillages bien comparables comme importance et qui soient dans le même état physiologique, et on ne peut, en tout cas, répéter facilement les expériences sur un grand nombre de pieds différents.

D'ailleurs, même en opérant sur des feuilles aussi comparables que possible de plantes adultes, on peut trouver des résultats notablement divergents. J'ai observé, sur le *Prunus Pissardi* par exemple, qu'un rapport trouvé en Septembre, n'est pas le même que celui obtenu en Juillet; faible en été, il tend à se rapprocher de l'unité au commencement et à la fin de la végétation. Cela tient aux variations de la respiration et de l'assimilation avec l'âge et aussi aux changements survenus dans la coloration des chloroleucites ; ainsi, en Mai ou Juin, les feuilles adultes du *Prunus Pissardi* ont des chlorolencites aussi verts que ceux du *Prunus Myrobolana*, ce qui montre bien, disons-le en passant, que la substance rouge ne gêne pas le verdissement ; ces feuilles sont alors d'un rouge moins franc qu'en été et les rapports d'as-

similation sont voisins de 0,90 ; en Septembre, ces rapports sont de 0,70 environ. Il est donc nécessaire d'étudier chaque fois, anatomiquement, les feuilles mises en expérience.

3° Il est possible enfin que les intensités lumineuses auxquelles sont exposées les feuilles fassent varier dans une certaine mesure les rapports d'assimilation. On ne peut prétendre, *a priori*, que ceux-ci soient forcément les mêmes à la lumière solaire directe et à la lumière diffuse.

Corenwinder (1) a trouvé que le Noisetier pourpre, le Chou rouge, le Tabac, le Soleil, le Lupin, le Colza, dégagent de l'acide carbonique à l'ombre. Ce terme d'ombre, il est vrai, est très vague; pourtant, si les expériences de Corenwinder sont exactes, le Noisetier pourpre, le Chou rouge, exposés à la lumière diffuse, quand celle-ci est voisine de ce qu'il appelle l'ombre, doivent assimiler moins, de ce chef, que les variétés vertes. Les différences d'énergie assimilatrice entre plantes rouges et plantes vertes seraient donc plus marquées à la lumière diffuse qu'à la lumière directe.

Pour m'en assurer, j'ai répété à la lumière diffuse mes expériences sur les plantes rouges quand elles avaient été faites à la lumière directe, et réciproquement. Or, je n'ai en général pas obtenu de différences notables dans les rapports d'assimilation. La Betterave rouge seule a dégagé de l'acide carbonique à l'ombre, alors que toutes les autres plantes mises en expérience émettaient de l'oxygène.

Ces conclusions, suffisantes au point de vue auquel je suis placé, n'infirment nullement d'ailleurs celles qui ont été formulées par Corenwinder. L'ombre à laquelle j'ai opéré pouvait n'être pas suffisamment intense pour que chez les plantes dont cet auteur fait mention (Chou rouge, Tabac, etc.), il y ait dégagement d'acide carbonique.

Conclusions. — Les feuilles des plantes rouges ont géné-

(1) Corenwinder, *Recherches sur l'assimilation du carbone par les feuilles des végétaux* (Ann. de chim. et de phys., 3e série, 54, 1858).

ralement une énergie assimilatrice inférieure à celle des feuilles appartenant aux espèces vertes correspondantes (*Betterave rouge*, *Prunus Pissardi*, *Sycomore pourpre*, *Bouleau pourpre*, *Balisier*, etc.).

Il en est de même pour les taches brunes de certaines plantes comme l'*Arum maculatum* et des variétés de *Pelargonium*.

Assez souvent l'énergie assimilatrice des feuilles rouges se trouve comprise entre la moitié et les trois quarts de celle des feuilles vertes. Avec le *Prunus Pissardi*, comparé au *Prunus Myrobolana*, le rapport d'assimilation s'abaisse à $\frac{1}{4}$, mais en été seulement, et chez certains *Coleus* à $\frac{1}{6}$ et même $\frac{1}{7}$.

Parfois, la raison de cette infériorité tient à une plus faible épaisseur du mésophylle (*Coudrier*); mais, d'une manière générale, il faut la chercher dans la richesse moins grande des chloroleucites en matière verte.

Chez un certain nombre de plantes comme l'*Arroche rouge*, le *Hêtre* et l'*Épine-Vinette pourpres* (les deux premières ayant de la substance rouge dans l'épiderme seulement, et la troisième dans l'assise palissadique), l'énergie assimilatrice est égale à celle des espèces vertes correspondantes. Mais alors l'épaisseur des feuilles est la même et les cellules sont également riches en chlorophylle.

De l'ensemble de ces faits on peut déduire que dans les plantes rouges *l'anthocyanine paraît n'exercer, par les radiations qu'elle absorbe, aucune influence sensible sur l'intensité du verdissement et de l'assimilation chlorophyllienne.*

Ces conclusions n'impliquent nullement que les arbres à feuilles rouges doivent se développer moins rapidement que leurs congénères à feuilles vertes. Les renseignements qui m'ont été fournis par des horticulteurs très compétents (André Leroy, d'Angers ; Transon, d'Orléans ; Morlet, de Fontainebleau ; de Vilmorin), me permettent d'affirmer qu'en

général il n'y a pas de différence de vigueur entre les variétés rouges et les variétés vertes. Quand parfois on en observe, cela tient à ce que les variétés rouges proviennent de greffe et non de semis.

d. *Rougissement printanier et automnal.* — Un grand nombre de plantes, ainsi que j'ai déjà eu l'occasion de le dire, ont des feuilles qui rougissent plus ou moins fortement au printemps et à l'automne.

J'ai étudié, parmi celles qui se colorent au printemps, certaines variétés de Pivoines et le Chêne. Chez ce dernier, la substance rouge se forme dans le tissu palissadique seulement, et les feuilles qui en contiennent sont celles que frappe directement la lumière. L'alternance des nuits froides et des journées ensoleillées paraît être la condition essentielle de l'apparition de l'anthocyanine ; je reviendrai d'ailleurs sur ce point plus loin.

Les feuilles rouges ont la même structure que les autres, et cela se comprend facilement, étant donné le mode de formation brusque de l'anthocyanine ; mais les chloroleucites de leurs cellules palissadiques ont une teinte verte peu foncée. Aussi l'énergie assimilatrice des feuilles colorées est-elle inférieure à celle des feuilles restées vertes. Les rapports d'assimilation sont voisins de 0,80.

On remarquera que ce chiffre est le même que celui qui a été trouvé pour les taches brunes du *Pelargonium*, comparées aux parties vertes. Or il y avait entre ces taches et les parties vertes les mêmes différences qu'entre les feuilles rouges de Chêne et celles du même arbre qui étaient dépourvues d'anthocyanine.

Avec les Pivoines, peu de temps avant la disparition de l'anthocyanine, les rapports d'assimilation ont aussi été de 0,80 ; la substance rouge se rencontrait exclusivement encore dans les cellules palissadiques.

Parmi les plantes qui rougissent à l'automne, les unes ont des feuilles caduques, comme la *Vigne-vierge*, le *Sumac*, le

Coudrier sanguin, etc., et qui finissent par prendre une teinte rouge éclatante ; les autres ont des feuilles persistantes qui rougissent chez le *Mahonia*, la *Joubarbe*, l'*Orpin*, le *Vaccinium*, ou deviennent d'un brun plus ou moins jaunâtre ou roux chez le Buis et différents genres de Conifères : *Taxus*, *Pinus*, *Abies*, *Juniperus*.

Le rougissement automnal a été étudié surtout par Mohl (1), puis par Kraus (2), Haberlandt (3), Frank (4), Mer (5) et E. Overton (6).

Quand les feuilles sont caduques, la substance rouge apparaît dans le suc cellulaire, et en même temps la chlorophylle tend à disparaître. C'est pour cette raison que chez la *Vigne-vierge* on voit les feuilles passer du vert au rouge écarlate par le brun rougeâtre ; lorsque la feuille tombe, il n'y a déjà plus de matière verte. On admet aujourd'hui, depuis les recherches de Mohl, que ces deux phénomènes, rougissement et disparition de la chlorophylle, sont indépendants.

Si les feuilles sont persistantes comme dans le *Mahonia*, la chlorophylle n'est pas altérée, et elles peuvent assimiler pendant l'hiver comme celles qui ne rougissent pas. L'anthocyanine apparaît dans l'assise palissadique seulement ; toutefois, il arrive assez souvent que les parties qui se sont colorées finissent par périr et ne reverdissent pas au printemps.

Chez les *Conifères* et le *Buis*, il y a brunissement des feuilles. Kraus a montré, par des études spectroscopiques, que la xanthophylle des chloroleucites n'est pas altérée ;

(1) Mohl, *loc. cit.*, 1838. — *Vermischte Schriften*. Tubingen, 1845, p. 375.

(2) Kraus, *Einige Beobachtungen über die winterliche Färbung immergrüner Gewächse* (Sitzung. d. phys. medic. Soc. z. Erlangen, 19 déc. 1871 et 11 mars 1872).

(3) Haberlandt, *Sitzung. d. Akad. d. Wiss. z. Wien* (Vol. 72, Abtheil. I, Aprilheft).

(4) Frank, *Pringsheim's Jahrbücher* (Vol. IX, p. 159).

(5) Mer, *Bull. Soc. bot. de France* (t. XXIII, p. 231, et t. XXIV, p. 105).

(6) E. Overton, *Experiments on the autumn Colouring of plants* (Nature, 26 janv. 1899, p. 296).

quant à la matière verte, elle se transforme en une substance particulière de couleur brune, probablement de la chlorophyllane, mais elle reparaît au printemps. C'est le froid surtout qui provoque cette modification de la chlorophylle. Si on coupe par un froid d'hiver une branche de Buis, et si on la met dans un flacon plein d'eau qu'on place dans une chambre chauffée, la coloration brune disparaît, et au bout de huit jours les chloroleucites reprennent leur teinte normale (Kraus). La même expérience a été faite par Sachs chez le Thuya. Notons que le reverdissement s'opère très bien à l'obscurité; c'est donc la chaleur seule qui intervient.

Le rougissement automnal est engendré par suite de l'action de la lumière et du froid, selon Mohl et Haberlandt; Askenasy n'admet que l'influence de la lumière, et Kraus celle du froid seul.

M. Mer se range à l'opinion de Kraus; il ne croit pas à l'influence directe tout au moins de la lumière : il a vu des feuilles de *Cissus quinquefolia* rougir à l'obscurité. Si en pleine lumière, pendant l'été, des feuilles de *Vitis* ou de *Cissus* rougissent; si en automne les branches bien apparentes de Conifères jaunissent, alors que celles qui sont cachées restent vertes, cela tient à ce que la lumière active l'évaporation ; il en résulterait alors un état maladif provoquant la coloration du feuillage. D'ailleurs, les rameaux extérieurs de Conifères se refroidissent beaucoup plus que ceux qui sont au centre. M. Mer reconnaît cependant que pour les plantes normalement rouges, comme les *Coleus*, le Hêtre pourpre, etc., la lumière est généralement nécessaire à la formation de l'anthocyanine.

La vérité est que nous ne possédons sur cette question des causes de rougissement, que des observations éparses, trés incomplètes, et qui n'ont pas toujours été soumises à une critique rigoureuse. C'est à l'anatomie expérimentale, en déterminant les conditions dans lesquelles l'anthocyanine apparaît, qu'il appartient surtout de donner la solution.

Et à ce sujet je ne puis passer sous silence les remar-

quables recherches exécutées récemment par M. G. Bonnier, sur la production expérimentale des caractères alpins chez les plantes, et dont il sera d'ailleurs question assez longuement plus loin (voir 2e partie, chap. II). M. Bonnier, en exposant des pieds de *Teucrium Scorodonia*, pendant la journée, à la lumière directe du soleil, et pendant la nuit, dans une étuve entourée de glace, a provoqué l'apparition de l'anthocyanine dans les feuilles, alors que le rougissement était nul pour les pieds restés constamment au froid.

Il est à remarquer que dans le mémoire que j'ai déjà cité à plusieurs reprises, Mohl émettait l'idée que c'est l'alternance des jours chauds et des nuits froides qui provoque le rougissement chez les plantes des Alpes.

Enfin M. Overton (1) vient d'établir expérimentalement qu'on peut faire rougir les feuilles en leur faisant absorber un excès de glucose; cet excès se combinerait au tanin du suc cellulaire pour engendrer un glucoside qui ne serait autre que la substance rouge. Il pense alors que l'excès d'hydrates de carbone produits pendant une insolation intense et prolongée, ne pouvant émigrer par suite du refroidissement nocturne au printemps ou en automne et accidentellement en été, donne naissance à l'anthocyanine en se combinant avec les tanins.

Que devient l'assimilation chez les organes qui se colorent ainsi à l'automne?

De Saussure (2) rapporte que selon Senebier les feuilles devenues totalement rouges ou jaunes en automne par l'altération de leurs sucs, n'exhalent pas de gaz oxygène à la lumière.

Macaire Princeps (3) a observé que les feuilles vertes se comportent de même un peu avant de prendre leur teinte rouge ou feuille morte, mais que l'absorption d'oxygène se continue encore pendant un certain temps.

(1) Overton, *loc. cit.*
(1) De Saussure, *loc. cit.*
(3) Macaire Princeps, *loc. cit.*

J'ai repris cette question de l'assimilation chez les feuilles qui se colorent à la fin de la végétation. Mes expériences ont porté sur la Vigne-vierge et le *Mahonia,* deux plantes qui rougissent communément en septembre et en octobre; la première à feuilles caduques, la seconde à feuilles persistantes. J'ai également étudié un phénomène de rougissement purement accidentel qu'on observe en Août et Septembre dans la Vigne. Ce phénomène, qui est provoqué par des conditions météoriques spéciales, constitue une affection connue généralement sous le nom de *Rougeot.* Enfin je me suis occupé des Conifères qui brunissent en hiver.

Vigne-vierge (*Ampelopsis hederacea*). — Quand les feuilles commencent à se teinter de brun rougeâtre à la face supérieure, l'anthocyanine a envahi l'assise palissadique et les chloroleucites en même temps commencent à se décolorer. En comparant des feuilles semblables à celles qui sont restées vertes, j'ai trouvé comme rapports d'assimilation des nombres compris entre 0,60 et 0,70. Très rapidement il vient un moment où la respiration et l'assimilation se balancent. Puis bientôt la respiration seule persiste ; la chlorophylle a disparu, la xanthophylle aussi, et l'anthocyanine a envahi toutes les cellules. Les feuilles alors prennent cette teinte d'un rouge éclatant qui produit un si bel effet décoratif dans les tonnelles et sur les murs et les arbres contre lesquels grimpe la plante. A ce stade, les feuilles ont un pétiole flétri, et il suffit de les toucher pour qu'elles tombent.

Mahonie (*Mahonia aquifolium*). — Ici encore c'est le tissu palissadique, lequel comprend deux assises, qui se charge d'anthocyanine, et les chloroleucites, en même temps, subissent une légère décoloration. Les feuilles, qui ont pris alors une teinte d'un brun rouge, décomposent moins activement l'acide carbonique que celles qui sont restées vertes ; les rapports d'assimilation sont voisins de 0,60. Ces feuilles

passent l'hiver sous cet état, et au printemps l'anthocyanine disparaît. Mais il arrive aussi que, comme chez la Vigne-vierge, la substance rouge envahit le reste du parenchyme pendant que la matière verte disparaît ; les feuilles sont alors d'un rouge vif et ne dégagent plus d'oxygène; elles respirent seulement et sont condamnées à périr.

Vigne *atteinte de Rougeot.* — « Au moment des fortes chaleurs, quand soufflent avec violence des vents secs ou qu'il se produit des abaissements subits de température (1) », on voit dans les vignobles des feuilles présenter brusquement des taches rouge brun qui peuvent se réunir et envahir le limbe tout entier. Le pétiole même se dessèche parfois. Au bout d'un certain temps, les feuilles atteintes passent au rouge clair ; il n'est pas rare de rencontrer sur un même limbe, par suite de la différence d'âge des taches, les deux teintes en question.

Si l'on examine les taches rouge brun, on voit que le tissu palissadique a ses cellules remplies d'anthocyanine; il en est de même aussi pour quelques cellules situées contre l'épiderme inférieur. Les chloroleucites sont en outre un peu moins verts que dans les tissus dépourvus de substance rouge.

Dans les taches rouge clair, l'anthocyanine a envahi toutes les cellules et la chlorophylle a disparu.

En somme, on retrouve ici les mêmes stades que dans la Vigne-vierge, ce qui n'a rien de surprenant, étant donné le degré de parenté de cette plante avec nos Vignes cultivées. On est donc en présence d'un phénomène de rougissement automnal *hâtif* et *accidentel* ; hâtif parce qu'il a lieu en pleine végétation, accidentel parce qu'il est provoqué par des circonstances météoriques spéciales et chez des variétés de Vigne où normalement il ne se manifeste jamais.

J'ai fait assimiler des fragments de surfaces égales dé-

(1) P. Viala, *Les maladies de la vigne*, 3e édit. Paris-Montpellier, 1893, p. 472.

coupés dans un limbe, les uns dans des taches rouge brun, les autres dans les parties restées vertes. Les rapports obtenus ont varié entre 0,50 et 0,60, chiffres déjà trouvés pour la Vigne-vierge, le Mahonia et bien d'autres plantes dont le feuillage est normalement coloré en rouge, en automne; mais les parties qui sont rouge vif, comme dans la Vigne-vierge encore, ne dégagent pas d'oxygène, ce qui est naturel, puisque la chlorophylle a disparu.

Conifères et Buis. — Mes expériences ont porté sur des rameaux feuillés de Thuya et de Buis ayant bruni à la suite des froids. Elles ont été faites à la campagne pendant l'hiver dernier; comme je n'avais pas à ma disposition d'appareil à analyses de gaz, je me suis contenté d'exposer ces rameaux à la lumière solaire dans de l'eau chargée d'acide carbonique. Or jamais je n'ai obtenu de dégagement d'oxygène, alors que des rameaux feuillés identiques, mais n'ayant pas bruni, ont émis des quantités notables de ce gaz. J'ai examiné les feuilles colorées au microscope ; la chlorophylle avait disparu; on ne rencontrait plus dans les cellules que des leucites colorés en jaune terreux.

Conclusions (1). — Les feuilles qui rougissent au printemps (Chêne, Pivoine) ont une énergie assimilatrice inférieure à celle des feuilles restant vertes.

Les feuilles qui rougissent à l'automne avant de tomber (Vigne-vierge) cessent de dégager de l'oxygène peu de temps après que la coloration apparaît; les chloroleucites perdent alors complètement leur matière verte et se désorganisent ; l'anthocyanine envahit presque toutes les cellules et les

(1) On remarquera que les conditions de milieu jouant un rôle considérable dans le rougissement printanier et automnal, j'ai néanmoins traité cette question dans la première partie de mon travail et non dans la seconde. C'est qu'au point de vue de l'assimilation, les plantes qui se colorent au commencement ou à la fin de la végétation, se comportent comme celles qui sont rouges pendant tout le cours de leur développement; d'autre part, l'anthocyanine ne peut apparaître que chez des végétaux de nature particulière (Vigne-vierge, Chêne, Mahonia, etc.).

feuilles prennent une belle teinte d'un rouge éclatant; elles respirent encore puis se flétrissent et meurent.

Les feuilles de Vigne atteintes de « *Rougeot* » pendant les mois d'Août et de Septembre ont leur tissu palissadique envahi par l'anthocyanine ; les chloroleucites perdent une partie de leur chlorophylle, ce qui affaiblit l'énergie assimilatrice ; puis les parties rouges finissent, au bout d'un temps variable, par subir le même sort que celles de la Vigne-vierge.

Chez les feuilles persistantes comme celles du Mahonia, quand l'anthocyanine apparaît dans les cellules palissadiques, les chloroleucites se décolorent un peu et la décomposition de l'acide carbonique se fait avec moins d'énergie. Si la feuille est âgée, elle perd toute sa chlorophylle, rougit et périt. Dans le cas contraire elle redevient verte au printemps et continue à fonctionner.

Enfin chez les Conifères et le Buis, les feuilles qui ont bruni cessent de dégager de l'oxygène à la lumière; mais quand la température redevient favorable, elles reverdissent et la fonction assimilatrice se manifeste à nouveau.

e. *Remarques sur la signification biologique de la substance rouge.* — Bien que la question de la signification biologique de la substance rouge ne rentre pas directement dans le cadre de ce travail, je crois néanmoins bon de faire connaître ici les réflexions qui m'ont été suggérées à son sujet par les résultats expérimentaux que j'ai obtenus avec les plantes rouges.

Je rappelle que, selon Pick (1), la substance rouge *favorise la migration de l'amidon* en absorbant les radiations qui s'opposent à ce phénomène. Stahl (2) admet aussi cette action utile à la plante, mais il l'attribue à l'*augmentation de température* constatée également par Kny (3) et qui serait *produite par la transformation en chaleur des rayons lumi-*

(1) Pick, *loc. cit.*
(2) Stahl, *loc. cit.*
(3 Kny, *loc. cit.*

neux absorbés par la substance rouge. Enfin Green (1) pense que l'anthocyanine agit en protégeant la diastase chargée de dissoudre l'amidon. Mais d'autre part, Sachs et Saposchnikoff ont montré que si la migration de l'amidon est favorisée, l'assimilation l'est en même temps. Or cette conclusion qu'entraînent nécessairement les résultats obtenus par Pick n'est nullement vérifiée par mes expériences; quand la structure et la quantité de chlorophylle ne diffèrent pas dans la feuille verte et dans la feuille rouge, il y a égalité d'assimilation, malgré la présence de l'anthocyanine; mais si au contraire l'énergie assimilatrice n'est pas la même, on constate des différences dans la structure des feuilles et dans la coloration des chloroleucites, suffisantes pour rendre compte des résultats obtenus, ce qui oblige à conclure que la substance rouge exerce une influence très faible ou nulle sur l'assimilation. Ewart (2) d'ailleurs admet que dans les feuilles rouges les chloroleucites décomposent moins énergiquement que dans les feuilles vertes l'acide carbonique. J'ai montré que ce fait tient à leur richesse moindre en chlorophylle.

En outre, Kerner von Marilaun (3) et Kny ont été amenés à penser que l'anthocyanine *protège la chlorophylle contre les rayons solaires trop intenses.* Stahl, il est vrai, nie cette action et admet plutôt un *rôle protecteur contre le refroidissement nocturne*; ainsi il couvre la moitié d'une feuille pendant la nuit et il voit que cette moitié ne rougit pas tandis que l'autre se charge d'anthocyanine; or la partie non colorée a pourtant été exposée comme l'autre à la lumière pendant le jour; elle aurait donc dû rougir, ce qui n'a pas eu lieu. D'autre part, si l'anthocyanine protège contre le froid on comprend qu'elle ne se soit pas formée dans cette partie de feuille qui était recouverte et par conséquent à l'abri du rayonnement.

(1) Green, *Philosophical Transactions*, série B, vol. CLXXXVIII, 1897.
(2) Ewart, *Journ. Linnean Society*, vol. XXXI.
(3) Kerner von Marilaun, *Pflanzenleben* (1887-1891), t. II, p. 504.

Il ne semble pas cependant que la théorie de Stahl soit plus exacte que celle de Kny. Dans les expériences de M. Bonnier sur la production expérimentale des caractères alpins, et dont j'ai déjà parlé, des plantes restées constamment dans des étuves froides, comme le *Teucrium Scorodonia*, n'ont pas rougi alors que les mêmes espèces qui ont été soumises aux conditions alternes de température (en plein soleil pendant le jour et dans l'étuve froide pendant la nuit) ont produit de l'anthocyanine. Ce n'est donc pas le froid qui a provoqué l'apparition de l'anthocyanine, mais bien l'alternance des températures extrêmes.

L'explication donnée par Overton est certainement bien plus satisfaisante. On comprend en effet qu'une feuille assimilant beaucoup dans la journée, à cause de la forte intensité de l'éclairement, accumule des quantités considérables d'hydrates de carbone, dont l'excès ne pouvant émigrer à cause du refroidissement nocturne, se combinerait aux tanins pour engendrer ce glucoside qu'est la substance rouge.

Cette explication, qui concorde très bien avec l'expérience de M. Bonnier, a en outre l'avantage d'être débarrassée du finalisme auquel il semble que les auteurs cités plus haut aient trop sacrifié. Parce qu'une substance prend naissance quand les conditions nécessaires à sa formation sont réalisées, il ne s'ensuit pas nécessairement que cette substance doive avoir un rôle utile pour la plante qui la produit; si même il est prouvé qu'elle présente des inconvénients, ceux-ci ne sont pas nécessairement non plus accompagnés par des avantages compensateurs. Dira-t-on, par exemple, que le Chêne, parce que son feuillage rougit, résiste mieux aux jours ensoleillés et aux nuits froides du printemps; que le Hêtre pourpre est mieux adapté que l'espèce verte à une forte intensité lumineuse et au refroidissement nocturne, ou encore que la substance rouge apparaît quand son rôle protecteur devient nécessaire? Les expériences que j'ai rappelées plus haut n'autorisent nulle-

ment de telles hypothèses. Il suffit que l'anthocyanine ne gêne pas trop l'assimilation ou toute autre fonction importante pour que les plantes qui rougissent ne succombent pas dans la lutte pour la vie, et le fait que cette substance rouge apparaissant chez une plante sous l'influence de certaines conditions météoriques, ne nuise pas aux fonctions physiologiques, constitue la seule adaptation, très importante, il est vrai, que l'on soit en droit d'admettre dans l'état actuel de la science.

Il faut bien remarquer d'ailleurs que certaines expériences de Pick et de Kny sont faites dans des conditions qui s'éloignent notablement de celles qui sont réalisées dans les feuilles. Ainsi Kny fait traverser à la lumière une solution de substance rouge contenue dans une cuvette à faces parallèles, et cette lumière va ensuite frapper un flacon rempli d'une dissolution alcoolique de chlorophylle; il observe alors que la matière verte se décompose moins vite que si la lumière n'a traversé qu'une cuvette remplie d'eau pure. En opérant d'une façon analogue, j'ai trouvé moi-même (voir p. 36) qu'une pareille solution d'anthocyanine gêne notablement l'assimilation (1).

Mais en va-t-il ainsi dans les feuilles, où la lumière ne traverse qu'une ou deux assises de cellules à anthocyanine? Certainement non, au moins en ce qui concerne l'énergie assimilatrice, car j'ai montré que celle-ci n'est influencée que faiblement ou pas du tout par la substance rouge.

Pour ce qui est du rôle protecteur contre le froid ou contre la trop forte intensité lumineuse, du rôle favorable à la migration de l'amidon, il faudrait voir si réellement ces prétendus rôles s'exercent dans les feuilles, grâce à la substance rouge qui y est contenue.

Il faudrait en outre connaître les réactions chimiques qui

(1) C'est probablement pour cette raison que Pick, en plaçant des feuilles ou des moitiés de feuilles derrière une solution de substance rouge, trouve que celle-ci favorise la migration de l'amidon; l'assimilation aura été affaiblie et il se sera formé très peu de grains d'amidon.

engendrent cette substance et préciser les conditions de milieu dans lesquelles elle prend naissance.

Les recherches d'Overton, de M. Gaston Bonnier, et celles que j'ai exécutées moi-même me paraissent donc contribuer à résoudre cette importante question de la signification biologique de la substance rouge, mieux que toutes les déductions les plus ingénieuses des anatomistes ou les généralisations trop hâtives de résultats expérimentaux obtenus par quelques biologistes. Ces recherches, évidemment encore très insuffisantes, sont, à mon sens, orientées dans la seule voie qui soit féconde et au bout de laquelle on puisse trouver la certitude.

§ 2. — Plantes panachées.

Un certain nombre de plantes possèdent des feuilles qui, bien que développées à la lumière, sont plus ou moins complètement dépourvues de chlorophylle et même de xanthophylle; la teinte de ces feuilles peut varier du blanc au jaune des plantes étiolées.

On dit que de telles feuilles sont *panachées*. Mais il y a encore panachure quand, à la coloration verte normale, s'ajoute du brun, du rouge ou du jaune; on veut alors faire entendre que la feuille présente différentes couleurs plus ou moins irrégulièrement distribuées (*Coleus*, *Amaranthus*, etc.). Or, à proprement parler, dans les feuilles contenant de l'anthocyanine, il y a *coloration* ou *rubéfaction*; et, dans celles qui sur toute la surface du limbe ou sur une partie seulement sont jaunâtres ou blanches par disparition de la matière verte, il y a *variégation*. On peut donc distinguer, en dehors des feuilles vertes, des feuilles colorées (*folia colorata*) et des feuilles variées (*folia variegata*). Cependant l'usage a prévalu de désigner en français les dernières sous le nom de *feuilles panachées*. Encore distingue-t-on parmi elles deux modes de variégation ou de panachure : ou bien les feuilles renferment de la xanthophylle et peut-être un peu de chloro-

phylle dans les parties jaunes, se rapprochant comme teinte des feuilles étiolées, et elles sont dites *dorées* (*folia variegata aurea*), ou bien elles ne contiennent dans les parties décolorées ni matière jaune ni matière verte, et c'est la panachure proprement dite.

a. *Feuilles panachées dorées.* — D'après ce qui précède, on voit que les feuilles dorées qu'on rencontre dans des variétés d'*Aucuba*, de *Sambucus*, de *Negundo*, doivent être rapprochées des plantes étiolées qui ne contiennent que de la xanthophylle.

Mais Pringsheim et Tsirsch admettent que dans les feuilles étiolées la matière jaune qui se forme est de l'*étioline* et non de la xanthophylle, comme le veulent Wiesner et Kraus ; car, en solution épaisse, les bandes I et IV apparaissent, et la bande II se dédouble ; toutefois Hansen croit que ces bandes surnuméraires sont dues à une petite quantité de chlorophylle mêlée à l'étioline, qui alors se confond avec la xanthophylle. Selon Timirjazeff (1), les plantes étiolées renferment une substance qu'il a obtenue en réduisant la chlorophylle et qui aurait la propriété d'engendrer celle-ci par oxydation ; cette substance, qu'il nomme *protophylline*, incolore et non fluorescente, se transformerait en chlorophylle sous l'influence des acides ; elle ne serait autre, selon M. A. Gautier, que l'étioline de Tsirsch.

Mais Monteverde (2) pense qu'elle n'existe pas chez les plantes étiolées ; celles-ci renferment de la xanthophylle et de la *protochlorophylle*, substance légèrement jaunâtre et possédant une fluorescence rouge et qui se transforme progressivement sous l'influence de la lumière et des acides en matière verte.

Or la xanthophylle possède trois larges bandes d'ab-

(1) Timirjazeff, *La protophylline des plantes étiolées* (C. R. Acad., 2 sept. 1889).

(2) Monteverde, *Ueber das Protochlorophyll* (Acta horti Petropolitani, 1894).

sorption dans la moitié droite du spectre ; la protophylline présente dans son spectre les bandes II et IV de la chlorophylle et la protochlorophylle la bande III, plus une bande II qui lui est propre. On peut donc se demander si ces matières colorantes à absorption ont le pouvoir assimilateur.

M. Engelmann (1) le croit, contrairement aux résultats obtenus jusqu'ici par tous les physiologistes. Mais on sait que sa méthode microspectroscopique ne met en évidence le dégagement d'oxygène que d'une façon indirecte ; aussi Timirjazeff (2), en 1885, se montrait-il sceptique en ce qui concerne le rôle assimilateur de la xanthophylle.

Les expériences exécutées par MM. Bonnier et Mangin sur la respiration des tissus sans chlorophylle semblent d'ailleurs infirmer les conclusions de M. Engelmann. Ces deux savants physiologistes ont fait respirer à la lumière et à l'obscurité un certain nombre de plantes étiolées ; ils ont observé que ces plantes placées à la lumière ne verdissent pas de suite, en sorte qu'on peut étudier leur respiration sans avoir à craindre de trouble produit par la fonction chlorophyllienne.

Si l'on examine les résultats de leurs expériences, on voit que la lumière n'influe pas plus sur la respiration que s'il s'agissait de plantes entièrement décolorées comme les Champignons, c'est-à-dire que le rapport $\frac{CO^2}{O}$ ne varie que faiblement pour une plante donnée et que l'action retardatrice n'est pas importante $\left(\frac{1}{10}\right.$ environ, alors que chez les Champignons elle est souvent voisine de $\left.\frac{1}{5}\right)$.

(1) Engelmann, *loc. cit.*

(2) Timirjazeff, *État actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne* (Ann. des Sc. nat. Bot., 7e série, t. II, p. 99, 1885).

(3) Bonnier et Mangin, *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (Ann. Sc. nat. Bot., 6e série, t. XVIII, p. 293).

L'assimilation paraît donc devoir être considérée comme nulle chez les plantes étiolées.

J'ai voulu m'assurer s'il en est de même chez les feuilles dorées. J'ai étudié à ce point de vue le Sureau doré (*Sambucus nigra var. aurea*) et le Négondo doré (*Negundo fraxinifolium var. aureum*) (Pl. III et IV, fig. 3 et 4).

Le Sureau doré présente des feuilles et quelquefois des pousses entières qui ont une teinte variant du jaune pâle au blanc légèrement jaunâtre. Ce sont celles qui tirent sur le jaune qui sont à proprement parler des feuilles dorées. Le tissu palissadique renferme des leucites très granuleux et colorés en grande partie par de la xanthophylle ; Engelmann (1) les a étudiés et il a constaté une absorption très faible depuis le rouge jusqu'au vert ($\lambda=0,54$). La bande I de la chlorophylle est très peu prononcée ; les bandes II et III ne sont pas distinctement développées ; la bande IV_b, caractéristique de la chlorophyllane, n'existe pas, non plus d'ailleurs que la bande IV_a ; les leucites sont donc surtout colorés par de la xanthophylle et ils renferment un peu de matière verte. Or, à la lumière diffuse, de petits segments jaunes attirent les bactéries, beaucoup moins, il est vrai, que des segments identiques découpés dans les parties vertes ; si l'intensité lumineuse augmente, le nombre des bactéries s'accroît, sans égaler toutefois celui qui s'accumule autour des segments verts.

Engelmann ajoute qu'il lui paraît alors que la xanthophylle doit assimiler, mais il fait cette réserve qu'on ne pourra se prononcer qu'à la suite de recherches quantitatives détaillées. De plus, il croit que la question ne sera pas résolue en expérimentant sur des feuilles entières, parce qu'elles renferment toujours des cellules dont les chromatophores sont en voie de dégénérescence.

Je crois cependant que la méthode directe que MM. Bonnier et Mangin ont employée pour étudier la respiration des

(1) Engelmann, *loc. cit.*

tissus sans chlorophylle, permet de voir, en comparant les échanges gazeux à la lumière et à l'obscurité, si l'assimilation se manifeste d'une façon appréciable.

J'ai exécuté alors de nombreuses expériences sur des feuilles entièrement dorées. Ces feuilles, mises dans de l'air contenant 8 p. 100 d'acide carbonique, ont, à la lumière, augmenté la proportion de ce dernier gaz, et il en a été de même dans l'air normal.

Voici d'ailleurs quelques résultats :

		CO^2 dégagé.	$\frac{CO^2}{O}$
Air contenant 8 p. 100 de CO^2.	Lumière diffuse....	1,15 %	0,82 %
	Obscurité	1,38	0,85
	Lumière diffuse....	1,79	0,80
	Obscurité	2,05	0,83
Air normal..................	Lumière diffuse....	0,58	0,82
	Obscurité..........	0,69	0,83
	Lumière diffuse....	0,64	0,81
	Obscurité	0,77	0,84

Le Négondo doré a aussi des feuilles jaunâtres, mais la teinte est un peu moins prononcée que pour le Sureau, et le plus souvent on voit de fins liserés verts chlorophylliens le long des nervures. En prenant des échantillons dépourvus de ces liserés, j'ai obtenu des résultats semblables à ceux que m'a fournis le Sureau. Ainsi, dans une expérience à la lumière et avec de l'air normal, il y a eu un dégagement de 0,85 p. 100 d'acide carbonique ; dans une autre expérience à l'obscurité, ce dégagement a été de 1,09 p. 100 ; le rapport $\frac{CO^2}{O}$ étant de 0,87 dans la première, et de 0,93 dans la seconde.

En somme, ces résultats sont absolument analogues à ceux qui ont été obtenus par MM. Bonnier et Mangin chez les plantes étiolées. Les méthodes directes ne permettent pas d'attribuer à la xanthophylle la faculté de décomposer l'acide carbonique.

Feuilles panachées proprement dites. — De nombreux expérimentateurs, et en particulier de Saussure (1), Engelmann (2), Cailletet, Bonnier et Mangin (3), ont établi que ces feuilles sont dépourvues du pouvoir assimilateur. Elles ne renferment d'ailleurs ni chlorophylle ni xanthophylle. Les leucites ne sont pas absents pour cela. M. Zimmermann (4) a montré qu'ils sont beaucoup plus répandus qu'on ne le croit généralement, mais leurs dimensions sont réduites ; cependant certaines cellules absolument incolores n'en contiennent pas.

b. *Feuilles panachées argentées ou argyrescentes.* — Enfin, il est des feuilles dont la panachure *argentée* est due à ce que l'épiderme est soulevé par places, emprisonnant ainsi de l'air entre lui et le mésophylle. C'est ce qu'on voit dans les feuilles du *Begonia Rex*, du *Begonia argyrostigma*, du *Sonerilla magaritacea*, du *Tradescantia zebrina*, du *Lamium maculatum*. Ed. Morren (5) a donné à cette panachure le nom d'*argyrescence*; elle est différente, comme on voit, de celle qui est produite par des poils, comme chez l'Argentine, l'Ansérine, des Molènes, des Céraistes, des Gnaphales, des Centaurées argentées, etc.

J'ai comparé dans le *Lamium maculatum* des parties panachées et des parties vertes au point de vue de la décomposition de l'acide carbonique; j'ai trouvé que l'énergie assimilatrice des parties argentées est les trois quarts ou les quatre cinquièmes de celle des parties vertes. Cette différence ne tient nullement au décollement de l'épiderme ; dans les échantillons que j'ai employés, en effet,

(1) De Saussure, *loc. cit.*

(2) Engelmann, *Couleur et assimilation* (Ann. Sc. nat., 6e série, t. XV, p. 361).

(3) Bonnier et Mangin, *loc. cit.*

(4) Zimmermann, *Ueber die Chromatophoren in panachirten Blättern* (Ber. d. deut. Bot. Gesell., avril 1890).

(5) Ed. Morren, *Seconde notice sur la duplication des fleurs et la panachure du feuillage.* Gand, 1868, p. 16.

le mésophylle des parties panachées était moins épais que celui des parties vertes.

D'ailleurs, avec d'autres échantillons, assez rares il est vrai, dans lesquels il y avait égalité d'épaisseur, l'énergie assimilatrice n'a pas présenté de variations appréciables.

Mêmes résultats pour le *Begonia Rex*.

Conclusions. — Les feuilles *panachées dorées* (Sureau, Négondo) ne dégagent pas d'oxygène à la lumière ; elles se comportent en cela comme les feuilles étiolées, dont elles se rapprochent par la couleur, et comme les feuilles *panachées proprement dites*. — La xanthophylle ne paraît donc pas douée du pouvoir assimilateur, au moins d'une façon appréciable par les méthodes directes.

Le décollement de l'épiderme, qu'on rencontre chez des feuilles dites *panachées argentées* (*Lamium maculatum*, *Begonia Rex*) n'exerce aucune influence sur l'énergie assimilatrice.

SECTION II

CHAPITRE UNIQUE

PLANTES PARASITES OU SAPROPHYTES

Il existe chez les végétaux supérieurs des espèces vertes ou plus ou moins complètement décolorées et qui sont *parasites ou saprophytes*. Ces plantes appartiennent pour la plupart aux familles suivantes : Loranthacées, Santalacées, Monotropées, Orobanchées, Convolvulacées, Cytinées, Orchidées.

Pendant longtemps, les physiologistes n'ont pas soupçonné le parasitisme de certaines plantes vertes terrestres. De Candolle (1), par exemple, divisait les parasites en deux groupes : 1° végétaux implantés sur les tiges ou branches aériennes et ayant de la chlorophylle dans leurs feuilles (Gui et autres Loranthacées) ; 2° végétaux implantés sur les tiges souterraines ou sur les racines et qui sont dépourvues de matière verte (Orobanche, Cuscute).

Mais, en 1847, Mitten (2) fit voir que les différentes espèces de *Thesium*, Santalacées vertes et qu'on ne croyait pas parasites, vivent en réalité sur les racines d'autres plantes. Puis, Decaisne (3) démontra qu'il en est de même pour les Rhinanthacées, plantes qui sont également pourvues de chlorophylle.

Quand le parasitisme des plantes vertes fut découvert, les biologistes émirent l'opinion que l'hôte tirait tout son carbone de l'atmosphère, la plante hospitalière ne four-

(1) De Candolle, *Physiol. végét.*, p. 1404.
(2) Mitten, *Journ. of Botany*, 1847, p. 146.
(3) Decaisne, *Sur le parasitisme des Rhinanthacées* (Ann. Sc. nat. Bot., 3e série, t. VIII, p. 5).

nissant que l'eau et les matières minérales. Telle est par exemple la conclusion formulée après de Candolle par Pitra (1) en ce qui concerne les Loranthacées, et que M. Bonnier (2) a vérifiée expérimentalement pour le Gui. Mais il n'en est plus de même pour les Rhinanthacées. M. Bonnier a montré récemment que ces dernières pouvaient être divisées en deux groupes :

1° Celles dont le parasitisme est presque complet ;

2° Celles dont le parasitisme est incomplet.

Dans le premier groupe, il faut ranger *Bartsia alpina*, *Rhinanthus Crista-Galli* qui ont une assimilation très faible et ne pouvant l'emporter sur la respiration qu'à la condition que la lumière soit intense et la température peu élevée. Même dans ce cas, à égalité de surface foliaire, les plantes assimilent douze fois moins que le *Veronica Chamædrys* ; enfin, chez l'*Euphrasia officinalis* il y a toujours égalité entre la respiration et l'assimilation et, par conséquent, jamais de dégagement d'oxygène.

Dans le second groupe, la décomposition de l'acide carbonique a toujours lieu à la lumière, mais son intensité n'est que le cinquième de celle de la Véronique chez les *Thesium humifusum* et *pratense* et chez le *Pedicularis silvatica.* Ce rapport s'élève aux deux tiers chez les *Melampyrum pratense* et *silvaticum*.

Il résulte, par conséquent, de ces recherches sur les Rhinanthacées, les Santalacées et les Loranthacées « qu'au point de vue des échanges gazeux, les végétaux parasites à chlorophylle présentent tous les intermédiaires entre une plante puisant presque exclusivement le carbone dans l'hôte qu'elle attaque et une plante qui assimile presque exclusivement par elle-même et ne profite guère que des substances minérales puisées dans les racines de l'hôte(1). »

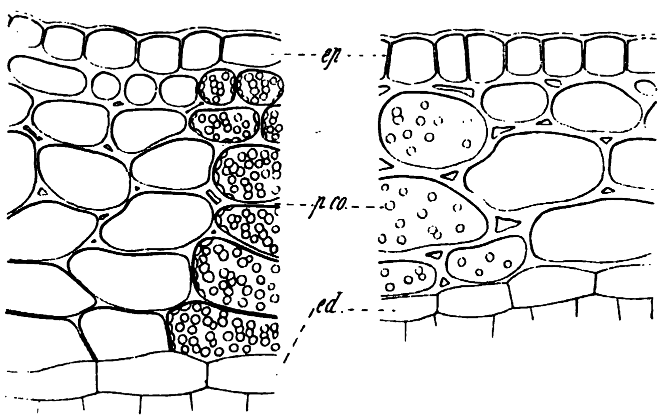
Certes, les données anatomiques tirées de ces plantes vertes ne permettent pas d'expliquer de tels résultats. Je

(1) G. Bonnier, *loc. cit.*
(2) G. Bonnier, *loc. cit.*

voudrais montrer qu'elles y contribuent cependant dans une certaine mesure.

En effet, le tissu assimilateur des feuilles de *Rhinanthus* et de *Bartsia* est moins différencié que chez les Véroniques. Celui des feuilles d'*Euphrasia* l'est, par contre, plus que chez le Mélampyre et pourtant cette seconde plante assimile beaucoup plus que la première ; mais on peut remarquer que chez l'*Euphrasia* les cellules des feuilles sont assez lâchement unies entre elles, ce qui diminue l'importance du tissu assimilateur. D'un autre côté, chez les plantes herbacées, les tiges qui sont vertes contribuent pour une part souvent assez considérable à la décomposition de l'acide carbonique par la plante tout entière ; or, le parenchyme cortical des Véroniques est très homogène et composé de quatre ou cinq assises de cellules riches en chlorophylle ; chez l'*Euphrasia*, au contraire, le parenchyme renferme peu de matière verte (fig. 8 et 9). Nous

A



B

Fig. 8 et 9. — A, *Veronica Chamædrys* (tige). — B, *Euphrasia officinalis* (tige). — *ep*, épiderme; *p. co*, parenchyme cortical; *ed*, endoderme.

verrons plus loin un fait anatomique analogue en examinant la tige de deux Orchidées, l'*Epipactis latifolia* et le *Limodorum abortivum* et qui aura un retentissement considérable sur la décomposition du gaz carbonique.

Chez le *Rhinanthus*, le parenchyme cortical est très lacuneux et doit donc assimiler fort peu. Il en est de même dans la zone externe de celui du *Bartsia alpina* et du *Pedicularis palustris* ; en outre, ce parenchyme renferme des chloroleucites peu nombreux et épars.

L'assimilation chlorophyllienne chez les Orchidées terrestres et en particulier chez le « Limodorum abortivum ». — On sait qu'un certain nombre d'Orchidées terrestres possèdent des racines courtes, renflées, d'aspect coralloïde, et dont les cellules corticales renferment chacune une petite pelote de filaments mycéliens. M. Frank a donné à ces racines spéciales, qu'on retrouve avec les mêmes caractères chez les Ericacées, et avec des caractères différents chez les Conifères et les Cupulifères, le nom de *mycorhizes*. Ce savant considère comme un fait de *symbiose* et non de parasitisme l'association d'une racine et d'un mycélium; pour lui, le Champignon reçoit de son hôte des substances qu'il ne peut élaborer, comme des hydrates de carbone, des sucres, de l'amidon, etc. ; mais, en revanche, il lui fournit de l'eau et de la matière azotée qu'il puise dans l'humus.

Les Orchidées à feuilles vertes et qui poussent dans des sols pauvres en humus doivent vraisemblablement puiser presque tout leur carbone dans l'air ; ce sont des plantes qui se suffisent complètement à elles-mêmes ; l'*Epipactis latifolia* qu'on rencontre à Fontainebleau, par exemple, dans les boues sablonneuses du bord des chemins est parfois dans ce cas.

Les autres Orchidées à feuilles vertes, mais croissant dans des sols humifères, comme les différentes espèces du genre *Orchis*, sont, si la théorie de M. Frank est exacte, un peu saprophytes, c'est-à-dire qu'elles vivent dans une certaine mesure aux dépens de l'humus, que leurs parties vertes, quoique dégageant de l'oxygène à la lumière, ne fournissent pas à la plante tout le carbone qui lui est nécessaire. Mais aucun fait expérimental ne le prouve jusqu'ici.

J'ai précisément voulu voir si dans cette catégorie de plantes, quelques-unes d'entre elles dont le saprophytisme ne paraît pas douteux, ne présenteraient pas des échanges gazeux à la lumière, de nature à mettre en évidence le rôle des mycorhizes dans l'assimilation du carbone. On a vu plus haut que par cette méthode, M. Bonnier a pu, de nouveau, démontrer le parasitisme des Rhinanthacées.

Je me suis adressé en particulier au *Goodyera repens*, plante qui a des rosettes de feuilles, un rhizome grêle, longuement traçant, et qu'on rencontre sous les Pins, dans la couche d'humus. Or, toujours, à la lumière, les rosettes de feuilles vertes ont décomposé l'acide carbonique avec une intensité comparable à celle des Orchidées non ou peu humicoles : c'est ainsi que des mêmes poids secs de feuilles de *Goodyera* et d'*Epipactis* dégagent des quantités à peu près égales d'oxygène. J'ai obtenu des résultats analogues avec les *Orchis latifolia*, *purpurea*, *morio*, *mascula* et *bifolia*. Le rôle des mycorhizes dans l'assimilation de la matière organique carbonée, qui existe vraisemblablement, n'est néanmoins pas mis en évidence par ce procédé.

Mais il y a des Orchidées non vertes, telles que le *Neottia Nidus-avis*, le *Corallorhiza innata*, et qui sont forcément saprophytes; elles ont de nombreuses mycorhizes et tirent tout leur carbone des matériaux de l'humus.

Le *Neottia*, il est vrai, d'après les observations de MM. Wiesner (1) et Prillieux (2), renferme un peu de chlorophylle dans ses tissus. Engelmann (3) a pu montrer que les leucites bruns qui renferment le pigment vert, dégagent, comme ceux de la Cuscute, de l'oxygène à la lumière; mais la quantité de chlorophylle est, en somme, si faible qu'elle joue un rôle peu important dans l'assimilation, ainsi que cela ressort des expériences de MM. Bonnier et Mangin (4).

(1) Wiesner, *Jahrbücher f. wiss. Bot.*, VIII, 1872, p. 576.
(2) Prillieux, *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 1874.
(3) Engelmann, *Farbe und Assimilation* (Bot. Zeit., 1883).
(4) Bonnier et Mangin, *Respiration des tissus sans chlorophylle; loc. cit.*

Ces savants, en effet, ont montré que l'action retardatrice de la lumière sur la respiration chez le *Neottia*, est plus grande que chez les plantes franchement dépourvues de chlorophylle comme le *Monotropa* et les Champignons, ce qui tendrait à faire admettre l'existence d'une légère action chlorophylienne (1); mais, d'autre part, le quotient respiratoire $\frac{CO^2}{O}$ est le même à la lumière et à l'obscurité, ce qui ne devrait pas avoir lieu si la fonction chlorophylienne se manifestait d'une façon sensible et venait, par conséquent, changer le résultat de la respiration. On peut donc voir dans le *Neottia* une plante entièrement saprophyte, comme les Champignons.

Il est enfin une autre Orchidée, le *Limodorum abortivum* qui, au point de vue de l'assimilation du carbone, occupe une place spéciale entre les Orchidées vertes et celles qui sont complètement décolorées.

Le *Limodorum* est une plante des clairières des bois montueux, des forêts, des pelouses élevées incultes et dont le port ressemble à celui d'un Orobanche ou du *Neottia*. La tige, robuste, qui atteint de 0m,40 à 0m,80 de hauteur, est colorée en violet plus ou moins foncé; cette coloration s'étend aux fleurs et aussi aux feuilles, lesquelles sont réduites à l'état de grandes bractées engaînantes. Si l'on examine la partie souterraine, on ne trouve nulle trace d'adhérence avec les racines des arbres; la plante est donc saprophyte comme le *Neottia*. L.-C. Richard, qui l'a nommée le premier, la considérait comme parasite, ainsi qu'en témoigne le terme de *Limodorum* (λιμώδης, affamé); de Candolle partageait cette opinion.

Or, M. J. Chatin (2), en 1874, mit le premier en évidence la présence de la chlorophylle dans le *Limodorum*. Sous

(1) O. Drude, par ses expériences, avait été amené à dire que le *Neottia* décompose en effet un peu d'acide carbonique (Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* und *Neottia Nidus-Avis*. Gottingue, 1872).

(2). J. Chatin, *Sur la présence de la chlorophylle dans le* Limodorum abortivum (Rev. des Sc. nat. Montpellier, 1874).

l'épiderme coloré en violet de la tige, on voit, en effet, un parenchyme cortical dont les cellules renferment des chloroleucites ; on retrouve ceux-ci dans le parenchyme des faisceaux libéro-ligneux et dans la moelle. Les feuilles en contiennent et la paroi ovarienne en est particulièrement bien pourvue. Une section transversale de tous ces organes apparaît d'ailleurs avec la teinte verte caractéristique; cette teinte n'est masquée extérieurement que par l'anthocyanine des cellules épidermiques.

Partant de cette observation, M. Chatin crut pouvoir conclure que « le *Limodorum* n'a nul besoin d'une existence parasite, qu'il n'a même pas un besoin indispensable des matériaux de l'humus au moins quant au carbone. »

Or, une telle conclusion, basée uniquement sur un fait anatomique est-elle légitime *a priori?* Non, évidemment ; et les résultats signalés plus haut, obtenus par M. Bonnier, sur les Rhinanthacées, qui sont parasites quoique vertes, le prouvent. Tout d'abord, à cause de l'absorption de la lumière par les tissus et surtout par les tissus verts (1), la chlorophylle du cylindre central ne peut servir à l'assimilation. Reste celle de l'écorce; mais les chloroleucites, épars dans chaque cellule, ne sont en somme, pas nombreux. Si nous ajoutons la possibilité de se trouver en présence d'un pigment vert spécial, on voit qu'il y a lieu de se demander quels sont le sens et la valeur de la résultante des deux fonctions inverses : l'assimilation et la respiration.

J'ai alors exposé à la lumière, dans de l'air contenant 8 p. 100 environ d'acide carbonique, des pousses entières, des portions de tiges, de feuilles, des ovaires de *Limodorum*, et toujours j'ai obtenu un dégagement de gaz carbonique. Toutefois, la lumière retarde d'une façon notable la respiration (dans la proportion de 4 à 3) et le rapport $\frac{CO^2}{O}$ qui est

(1) Atsusuke Nagamatz, *Beiträge zur Kenntniss der Chlorophyllfunktion* (Arbeit. d. Bot. Instit. in Würtzburg, vol. III, p. 389), et recherches inédites de l'auteur.

d'environ 0,95 au soleil, pour un fragment de tige, par exemple, est de 0,83 à l'obscurité; ces deux résultats montrent, comme il fallait s'y attendre, que l'assimilation existe; mais la respiration l'emporte sur elle, en sorte que le *Limodorum*, malgré sa chlorophylle, est saprophyte et doit prendre la plus grande partie de son carbone dans l'humus.

Or, l'*Epipactis latifolia*, dont j'ai déjà parlé, a une tige qui ressemble beaucoup à celle du *Limodorum*; son épiderme est coloré en violet et on trouve de la chlorophylle dans le cylindre central. L'écorce, il est vrai, est proportionnellement moins épaisse que dans le *Limodorum* et la section transversale de toute la tige ne paraît pas plus foncée; elle l'est même un peu moins au centre, la moelle étant très pauvre en pigment vert. Mais cette écorce comprend trois ou quatre assises de cellules dont les chloroleucites sont très nombreux et situés le long des parois radiales comme dans les cellules en palissade des feuilles (Pl. II; fig. 6 et 7). Le parenchyme cortical semble donc très bien disposé pour remplir, comme cela a lieu dans un grand nombre de plantes, le rôle de tissu assimilateur, et c'est précisément ce que l'expérience vérifie. Des portions de tige d'*Epipactis* dégagent de l'oxygène à la lumière, alors que pour le *Limodorum*, c'est de l'acide carbonique qui est émis.

Il n'est donc pas douteux que la quantité et la répartition des chloroleucites dans l'écorce, n'ait joué un grand rôle, le seul rôle peut-être, pour changer le sens de la résultante de la fonction chlorophyllienne et de la respiration.

Conclusions. — Au point de vue de l'assimilation du carbone, les Orchidées terrestres paraissent présenter tous les intermédiaires, depuis les espèces vertes, comme l'*Epipactis* qui tirent la plus grande partie sinon la totalité de leur carbone de l'air, et les espèces décolorées, comme le *Neottia*, qui sont entièrement saprophytes et qui, grâce à leurs mycorhizes, puisent le carbone dans les matériaux de l'humus.

Le *Limodorum abortivum*, malgré la chlorophylle qu'il renferme, doit être placé dans la série des Orchidées terrestres, au voisinage des saprophytes complets. Par suite, en effet, de la mauvaise répartition des chloroleucites, du nombre relativement faible de ces derniers dans le parenchyme cortical et peut-être aussi de la nature spéciale du pigment vert, cette plante décompose peu d'acide carbonique, et sa respiration est toujours notablement supérieure à l'assimilation.

DEUXIÈME PARTIE

COLORATIONS EN RAPPORT AVEC LE MILIEU

CHAPITRE PREMIER

ACTION DE LA LUMIÈRE.

a. *Formation de la chlorophylle à l'obscurité.* — On sait que, d'une manière générale, les radiations lumineuses sont indispensables à la formation de la chlorophylle. Si on cultive une plante à l'obscurité, elle demeure incolore ou jaunâtre et ses tissus ont une structure particulière; on dit qu'elle est *étiolée*. Il y a cependant des exceptions à cette règle en ce qui concerne le verdissement.

Un certain nombre d'observateurs (1) ont remarqué depuis longtemps que les cotylédons des embryons de Pins et d'autres Conifères sont verts tout en se développant à l'abri de la lumière.

M. Flahault (2) a repris cette question en 1879 et 1880. Il a rappelé que l'embryon de certaines plantes phanérogames, qui pourtant est protégé par des téguments épais, renferme de la chlorophylle; que des frondes de Fougères développées à l'obscurité complète n'en prennent pas moins leur coloration verte normale.

Mais J. Bœhm et après lui M. Flahault ont montré que la matière verte des embryons enfermés dans les graines

(1) Sachs est le premier qui ait fait cette remarque (1859) (Vorles., 2e édit., 1887, p. 549).

(2) Flahault, *Nouvelles observations sur les modifications des végétaux suivant les conditions physiques de milieu* (Ann. Sc. nat. Bot., 6e série, t. IX, p. 169).

(*Acer*, *Astragalus*, *Viola tricolor*, *Geranium lucidum*, *Citrus*, *Viscum album*, *Pistacia vera*, *Evonymus japonicus*, *Raphanus Raphanistrum*, *Cephalaria*, etc.) ne se forme pas si les graines se développent à l'abri de la lumière. En suivant le développement de l'embryon, on voit (*Viscum album*, *Tropæolum majus*, *Viola tricolor*, etc.) que les téguments de la graine et du fruit sont au début très transparents et que la chlorophylle se forme ainsi dans l'embryon, grâce à la lumière. Plus tard, les téguments deviennent opaques, et la matière verte se conserve parfaitement.

Mais chez les Fougères, c'est bien dans l'obscurité complète que les rhizomes donnent naissance à des frondes vertes.

Chez les Conifères, les cotylédons deviennent verts dans les mêmes conditions. Il est juste d'ajouter que quand les réserves de l'albumen sont épuisées, la chlorophylle commence à s'altérer et elle disparaît au bout d'un certain temps. C'est ce qui fait que Schmidt (1) avait pu contester le verdissement à l'obscurité, au moins en partie.

M. Flahault a montré en outre que des bulbes d'*Allium Cepa* placés pendant l'hiver à l'obscurité et dans un endroit sec possèdent au printemps des feuilles de 3 à 5 centimètres de long et remplies de chloroleucites. Des bulbes de *Crocus vernus* plantés à l'abri de la lumière lui ont donné des pousses dont les extrémités étaient vertes.

M. d'Arbaumont (2), au centre des fruits du *Potiron jaune gros*, dans de grandes cellules à parois amincies qui entourent les filaments vasculaires, a trouvé de nombreux chloroleucites en voie de division.

On remarquera que la formation de la chlorophylle à l'obscurité est liée à l'utilisation des substances de réserve contenues dans la graine (*Pinus*), les rhizomes (*Fougères*),

(1) Schmidt, *Ueber einige Wirkungen des Lichts auf Pflanzen*. Breslau, 1870.

(2) D'Arbaumont, *Note sur la production de la chlorophylle dans l'obscurité* (Bull. Soc. Bot. de France, 12 mars 1880).

les bulbes (*Allium*, *Crocus*), les fruits (*Potiron*). Quand ces réserves sont épuisées, si la plante continue à se développer à l'obscurité, la chlorophylle est attaquée et finit par disparaître.

D'autres cas de verdissement à l'obscurité ont été signalés chez des plantes quelconques quand il y a une certaine quantité d'hydrogène dans l'air ambiant.

Senebier (1) fit croître des plantes dans des récipients clos et obscurs, mais contenant une forte proportion d'hydrogène ; les plantes obtenues étaient moins étiolées, avaient des tiges moins longues et une couleur verte.

De Humboldt (2) a descendu dans les galeries souterraines des mines de Freyberg des touffes de *Poa annua*, *P. compressa*, *Plantago lanceolata*, *Trifolium arvense*, *Cheiranthus Cheiri* et un lichen, *Rhizomorpha verticillata*. Les touffes nouvelles montrèrent une coloration verdâtre; or l'air de ces galeries renfermait une quantité considérable d'hydrogène.

Mais de Candolle (3), étudiant l'influence du gaz hydrogène sur l'étiolement, obtint des résultats négatifs.

Kraus (4), par l'emploi de l'alcool méthylique, provoqua le verdissement à l'obscurité; mais les jeunes plants, en germant avec les vapeurs d'alcool, ont fini par périr.

Enfin, récemment, M. Bouilhac (5) a constaté que le *Nostoc punctiforme* se développe lui aussi à l'obscurité totale, à la condition qu'il trouve à sa disposition un hydrate de carbone, le glucose par exemple; il prend alors une couleur vert pâle.

Peut-être même y a-t-il des plantes vertes entièrement adaptées à la vie sans lumière. Ainsi, on sait qu'au-dessous de 200 mètres dans la mer, les rayons lumineux sont com-

(1) Senebier, *Encycl. méth. et Pysiolog. végét.*, IV, p. 275).

(2) De Humboldt, *Gren's Journ. d. Phys.*, 1792, p. 196.

(3) De Candolle, *Physiol. végét.*, t. II, p. 892.

(4) Kraus, *Ueber künstliche Chlorophyllerzeugung in lebenden Pflanzen bei Lichtabsehlens* (Landw. Vers. Stat., 1877, XX, p. 415).

(5) Bouilhac, *C. R. Acad.*, 31 mai 1898.

plètement absorbés, et c'est ce qui fait qu'on ne rencontre plus d'Algues. Cependant, lors de l'expédition du Plankton, des dragages opérés entre 1,000 et 2,000 mètres, dans l'Atlantique ramenèrent à la surface une Algue verte, *Halosphæra viridis*. Cette Algue, ou une espèce voisine, fut retrouvée en 1890 pendant l'expédition de la *Pola*.

b. *L'assimiliation chlorophyllienne chez les plantes qui ont verdi à l'obscurité.* — Et maintenant plusieurs questions se posent. La matière verte qui s'est ainsi formée sans lumière, est-ce réellement de la chlorophylle? Cette chlorophylle a-t-elle le pouvoir assimilateur; et, si elle l'a, dans quelle mesure, comparativement à celle qui se forme normalement à la lumière?

Le simple examen anatomique montre qu'on a bien affaire à des chloroleucites normaux et qui ne paraissent différer en rien, si ce n'est parfois par leurs dimensions plus petites et leur teinte moins foncée, de ceux qui se développent sous l'influence des radiations lumineuses.

M. Flahault a étudié au spectroscope des dissolutions alcooliques de matière verte provenant des embryons de graines dont il a été question plus haut. Toutes ces dissolutions présentaient les bandes d'absorption caractéristiques de la chlorophylle, et notamment la bande I très foncée située entre B et C. Mais ce résultat n'est pas surprenant, attendu que la matière verte, dans ce cas, s'est en réalité développée à la lumière et qu'elle ne fait que se conserver à l'obscurité.

M. Flahault a essayé en outre de faire assimiler des embryons de *Viola*, de *Viscum*, comparativement à des feuilles d'*Elodea*; mais il ne put, à cause de la petite quantité de gaz produite par les embryons, montrer que ce gaz était bien de l'oxygène.

Quant à la chlorophylle des plantes bulbeuses (Oignon, Safran) et des cotylédons de Conifères, et qui a été réellement formée à l'obscurité, elle possède aussi le pouvoir assimilateur. Mais les expériences de M. Flahault manquent

de précision en ce qui concerne les comparaisons faites avec les mêmes plantes ayant verdi à la lumière.

Il ne suffit pas en effet de constater que la matière verte formée à l'obscurité sert à l'assimilation; il faut encore savoir si sous ce rapport elle diffère peu ou beaucoup de celle qui apparaît normalement à la lumière. Il peut fort bien se faire qu'on soit en présence de chlorophylles différentes et dont la spécificité retentisse plus ou moins sur l'énergie assimilatrice.

Je me suis alors adressé au Pin Pignon (*Pinus Pinea*) pour avoir des échantillons aussi comparables que possible. J'ai remarqué que toujours les cotylédons provenant de la chambre obscure présentaient, même avant la résorption complète de l'albumen, une teinte verte moins foncée que chez ceux qui s'étaient développés à la lumière (Pl. III et IV, fig. 5_a et 5_b).

J'ai fait de très nombreuses expériences d'assimilation afin d'éliminer toutes les causes d'erreur qui auraient pu provenir de la forme, des dimensions, de l'enchevêtrement des cotylédons.

Les rapports d'assimilation se sont trouvés compris entre 0,45 et 0,75. C'est qu'en effet les différences de teinte sont plus ou moins grandes. Dans deux expériences ces rapports se sont abaissés à 0,27 et 0,30. Mais sur vingt expériences, douze m'ont fourni des résultats voisins de 0,75.

Parmi toutes ces expériences, je ne cite que la suivante :

	CO^2 = ...	8,61
Air initial.....	O = ...	18,98
	Az = ...	72,41

Échanges gazeux dans les échantillons développés :

A la lumière.	A l'obscurité.
+ O = ... 8,72	+ O = ... 7,12
— CO^2 = ... 8,61	— CO^2 = ... 7,01
Volume de l'air = 12 cent. cubes.	Volume de l'air = 11 cent. cubes.
O dégagé... 0,12 × 8,72 = 1^{cc},04.	O dégagé... 0,11 × 7,01 = 0^{cc},78.

Rapport d'assimilation........ $\frac{0,78}{1,04} = 0,75.$

Si l'on examine les sections transversales des cotylédons employés, on voit que chez ceux qui proviennent de l'obscurité le tissu assimilateur est moins important, les chloroleucites sont moins nombreux et moins verts que ceux qui se sont développés à la lumière et les différences observées sont, autant qu'on en peut juger, de même valeur que celles qui ont été signalées au sujet des Laitues et des Romaines,

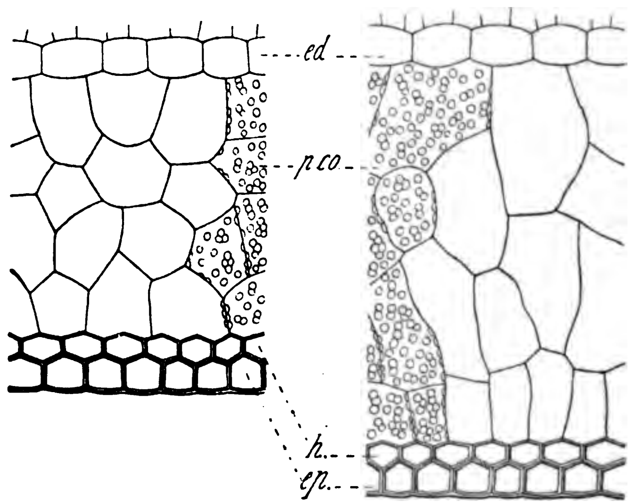
A  B

Fig. 10 et 11. — A, cotylédon de Pin Pignon (obscurité). — B, cotylédon de Pin Pignon (lumière). — *ep*, épiderme ; *h*, hypoderme ; *p.co*, parenchyme cortical; *ed*, endoderme.

par exemple, ces dernières plantes ayant fourni, elles aussi, des rapports d'assimilation voisins de 0,75 (fig. 10 et 11).

Quand ces rapports se sont abaissés à 0,30, les chloroleucites formés à l'obscurité étaient jaunâtres, légèrement teintés de vert, ce qui explique facilement la faiblesse de l'énergie assimilatrice. C'est ce chiffre que j'ai obtenu presque toujours quand, dans une autre série d'expériences, je me suis servi de plantules ayant depuis quelques jours épuisé leurs réserves.

Je me suis rendu compte en outre que l'intensité respiratoire est la même dans les échantillons venus à l'obscurité ou à la lumière, en sorte que les différences d'énergie assimilatrice

constatées ne peuvent être attribuées qu'aux chloroleucites.

Enfin, j'ai exécuté un certain nombre d'expériences d'assimilation en plein soleil et à une lumière très diffuse ; et, pour les mêmes échantillons, j'ai obtenu des rapports identiques d'énergies assimilatrices, ce qui démontre que les chlorophylles formées à l'obscurité ne sont pas, au moins en ce qui concerne la décomposition de l'acide carbonique, adaptées à une intensité lumineuse faible. On se rappelle qu'une pareille observation a déjà été faite au sujet de la matière verte des plantes rouges.

Conclusions. — Les organes qui ont verdi à l'obscurité complète sont capables d'assimiler quand on les expose à la lumière.

Leur énergie assimilatrice, comparée à celle des mêmes organes qui ont verdi à la lumière, paraît ne dépendre que du développement des tissus chlorophylliens, ainsi que du nombre, des dimensions et de la teinte des chloroleucites dans chaque cellule.

On peut se demander maintenant quelle est bien la signification de ces chlorophylles qui se forment ainsi et ne peuvent remplir leur fonction essentielle, puisque la lumière fait défaut. Faut-il considérer celle qui se forme chez le Nostoc, par exemple, comme un de ces organes témoins si fréquents dans le domaine de la Biologie, qui ne jouent aucun rôle, mais qui persistent quand certaines conditions sont réalisées ; ou bien, au contraire, cette matière verte ne contribuerait-elle pas à transformer le sucre absorbé (1) et sans lequel elle ne se forme pas en d'autres produits organiques? Est-ce également un organe témoin dans l'*Halosphæra viridis*, race d'Algues adaptée à la vie dans l'obscurité? Dans l'état actuel de la science, ces questions, pourtant si importantes, ne comportent pas de réponse positive.

(1) Bouilhac, *loc. cit.*

c. *L'assimilation chorophyllienne chez les plantes ayant crû dans des lumières inégalement réfrangibles.* — Des recherches de Gardner, Draper, Daubeny et Guillemin par la méthode du spectre, de celles de Gardner, Sachs, Wiesner par la méthode des écrans absorbants, il résulte que les radiations qui sont le plus lumineuses pour notre œil, celles dont la longueur d'onde est moyenne et qui correspondent par conséquent au jaune, favorisent le plus le verdissement. L'action verdissante décroît de chaque côté tout en persistant jusqu'à une certaine distance dans l'ultra-violet et l'infra-rouge. D'autre part, la nature des radiations, ainsi que cela ressort d'un travail encore inédit de M. Teodoresco (1) a une influence marquée sur la structure ; on comprend alors qu'en faisant développer des plantes dans des lumières inégalement réfrangibles, on puisse obtenir des teintes très variées tirant soit sur le vert, soit sur le jaune. Je me suis proposé de rechercher quelles relations il y a entre ces colorations différentes et l'énergie assimilatrice.

Mes expériences ont porté sur des feuilles de Maïs et d'Arachide mises obligeamment à ma disposition par M. Teodoresco.

Les pieds de Maïs et d'Arachide s'étaient développés complètement dans des cases placées côte à côte, séparées par des cloisons opaques, et dont les faces latérales et supérieure étaient formées de verres colorés.

Ces verres, au nombre de trois : bleus, rouges et verts, ont été étudiés au spectroscope. Les premiers laissaient passer toute la partie la plus réfrangible du spectre jusqu'au milieu du jaune; les seconds n'étaient perméables qu'aux radiations rouges ; enfin les troisièmes laissaient passer le vert avec très peu de jaune.

C'est dans la lumière bleue que les feuilles ont acquis la teinte verte la plus foncée ; dans la lumière rouge, elles sont un peu moins vertes; enfin, dans la lumière verte, les

(1) Le travail en question paraîtra prochainement.

feuilles sont presque jaunes (Pl. III et IV, fig. 10_a, 10_b et 10_c).

Arachide (*Arachis hypogæa*). — Les trois feuilles sont mises à assimiler chacune dans une éprouvette contenant de l'air dont la composition est la suivante :

CO^2 = ...	9,34
O = ...	18,30
Az = ...	72,36

Au bout d'une demi-heure, en plein soleil, la feuille provenant de la lumière bleue avait dégagé $0^{cc},054$ d'oxygène; celle qui provenait de la lumière rouge $0^{cc},041$, et enfin celle qui provenait de la lumière verte $0^{cc},027$.

Les différences de teinte n'ont pas une influence aussi sensible qu'on eût été porté à le croire; en effet, avec la feuille jaunâtre et la feuille très verte, le rapport d'assimilation s'est élevé à $\frac{0,027}{0,054} = 0,50$.

Dans la lumière bleue, le tissu palissadique est formé de deux assises de cellules très allongées; la différenciation de ce tissu est très imparfaite dans les deux autres feuilles, surtout dans celle provenant de la lumière verte (1). Les chloroleucites sont très foncés et à contours très nets dans les deux feuilles les plus vertes; ils sont très peu colorés au contraire dans la feuille jaunâtre, et même on voit de temps en temps la chlorophylle à l'état diffus dans le protoplasme.

Maïs (*Zea Mays*). — Les différences de teinte ont été plus marquées qu'avec l'Arachide, ce qui influe d'autant sur le pouvoir assimilateur. Ainsi, j'ai trouvé comme quantités d'oxygène dégagé les chiffres suivants : $2^{cc},44$; $1^{cc},60$ et 0,82; les rapports d'assimilation, en prenant pour unité le volume de gaz émis par la feuille la plus verte, ont été de 0,66 et 0,33 seulement, alors qu'avec l'Arachide ils s'élevaient à 0,75 et 0,50.

(1) Ces renseignements anatomiques m'ont été fournis par M. Teodoresco.

Dans la feuille provenant de la lumière bleue, les chloroleucites sont nombreux, bien verts, quoique très granuleux ; leurs dimensions varient de 5 à 8 μ. Dans les deux autres feuilles, ils sont plus petits (3 à 4 μ) ; très verts dans la feuille provenant de la lumière rouge, ils sont moins nombreux et jaunâtres dans celle qui provient de la lumière verte. De telles différences anatomiques, comparées à celles qui ont été signalées chez l'Arachide, rendent très bien compte des variations correspondantes dans les rapports d'assimilation.

Conclusions. — L'intensité du verdissement et la structure variant avec la réfrangibilité, les plantes qui se développent dans une lumière bleue contenant toutes les radiations de la moitié droite du spectre sont plus vertes que celles qui ne reçoivent que des rayons rouges, ces dernières étant elles-mêmes beaucoup plus foncées que celles qui se développent dans la lumière verte.

Si l'on fait assimiler ces plantes inégalement colorées, on voit que l'énergie avec laquelle elles décomposent l'acide carbonique concorde parfaitement d'une part avec l'intensité de la teinte verte, et d'autre part avec la structure et la quantité de chlorophylle.

Nota. — Je n'ai pas la prétention, par les questions qui viennent d'être étudiées, d'avoir dit tout ce qu'il y a d'essentiel sur l'influence de la lumière. Il faudrait encore envisager le rôle de l'*intensité* et celui de la *continuité et de la discontinuité* de la radiation. Mais ce sujet, sur lequel nous n'avons guère que les résultats expérimentaux obtenus par MM. G. Bonnier et Géneau de Lamarlière (1) (voir *Introduction*, p. 7), est extrêmement vaste, et bien que je l'aie

(1) De ces résultats, il découle en particulier que le *développement du tissu palissadique* exerce une influence considérable sur l'énergie assimilatrice; c'est d'ailleurs ce qui ressort très nettement de la plupart des conclusions contenues dans le présent travail.

abordé en plusieurs points, j'ai dû le laisser de côté afin de ne pas donner à ce travail une trop grande étendue.

CHAPITRE II

ACTION DE LA TEMPÉRATURE.

La température exerce aussi une action puissante sur la structure et la coloration des plantes, et par suite sur l'énergie assimilatrice.

a. *L'énergie assimilatrice des plantes développées à des températures différentes.* — Dans des expériences encore inédites concernant l'influence de la chaleur sur la structure, M. Gaston Bonnier a cultivé un certain nombre d'espèces variées dans deux armoires situées côte à côte et à la même exposition nord. L'une de ces armoires avait ses parois entourées de glace, en sorte que sa température était en moyenne de 5 degrés inférieure à celle de l'autre. Les plantes de chaque espèce mises en expérience provenaient d'un même pied qu'on avait divisé en deux, ou d'une même branche si c'était une bouture ; on éliminait ainsi les influences individuelles, et dans ces conditions les différences observées dans la structure et aussi dans la coloration des feuilles ne pouvaient être attribuées qu'à la température.

Après trois mois de séjour dans les armoires, quand les plantes furent bien développées, je pris des feuilles adultes de chaque espèce aussi comparables que possible, et je les mis à assimiler dans les mêmes conditions d'éclairement et de température.

Sur 8 plantes, 6 accusèrent des différences assez notables dans l'énergie assimilatrice, ainsi qu'en témoigne le tableau suivant :

Air initial.....	CO^2 = ...	7,06
	O = ...	19,00
	Az = ...	73,94

PLANTES	QUANTITÉS D'OXYGÈNE DÉGAGÉ PAR UNITÉ DE SURFACE		RAPPORTS D'ASSIMILATION
	Armoire chaude.	Armoire froide.	
	c.c.	c.c.	
Stachys silvatica	0,097	0,060	0,62
Agrimonia Eupatoria	0,040	0,024	0,60
Carpinus Betulus	0,018	0,014	0,77
Quercus Robur	0,035	0,028	0,80
Tropæolum majus	0,017	0,013	0,76
Geranium Robertianum	0,025	0,016	0,64
Pelargonium	0,014	0,015	1
Fragaria vesca	0,037	0,036	1

Si l'on parcourt ce tableau, on voit que le *Pelargonium* et le Fraisier ont présenté la même énergie assimilatrice dans les deux armoires. D'ailleurs, la coloration verte était la même pour les deux températures et la structure aussi. Les chloroleucites étaient en même nombre et avaient les mêmes dimensions et la même teinte.

Considérons maintenant les autres plantes avec lesquelles se sont manifestées des différences notables.

Le *Stachys* qui provient de l'armoire chaude a des feuilles très vertes ; l'épaisseur du mésophylle est de 86 μ ; les chloroleucites sont nombreux, et leur diamètre moyen est de 5 ou 6 μ. Celui qui provient de l'armoire froide a des feuilles moins vertes ; cela tient à ce que, d'une part, le mésophylle est moins épais (70 μ), les cellules palissadiques sont moins allongées et moins serrées, et que, d'autre part, les grains de chlorophylle sont, surtout dans ces dernières, moins nombreux, moins verts et à granulations incolores plus apparentes (fig. 12 et 13, et Pl. III et IV, fig. 1_a et 8_b).

La structure anatomique, moins favorable à l'assimilation dans la feuille provenant de l'armoire froide, et la plus faible teneur en chlorophylle, suffisent donc parfaitement à expliquer le rapport d'assimilation 0,62.

L'examen des feuilles de *Geranium*, de Chêne, de Charme, de Capucine, d'Aigremoine révèle des faits absolument ana-

logues à ceux qui viennent d'être rapportés. Mais avec le Charme, le Chêne et la Capucine, les différences structurales sont moins grandes qu'avec le *Stachys*, l'Aigremoine et le

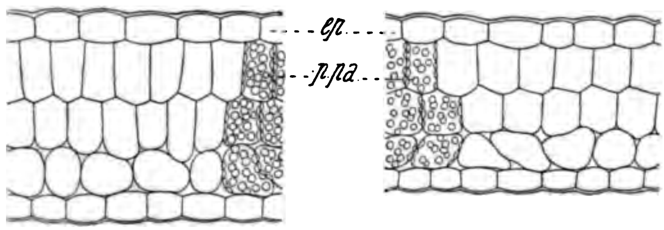
A  B

Fig. 12 et 13. — Feuille de *Stachys silvatica*. — A, armoire chaude ; B, armoire froide. Mêmes lettres que précédemment.

Geranium, ce qui explique que les rapports d'assimilation soient plus élevés.

Conclusions. — La température, au moins dans de certaines limites, favorise à la fois et la formation de la chlorophylle et le développement et la différenciation du parenchyme des feuilles (recherches de M. Bonnier).

Ces modifications, qui accentuent la teinte verte de ces dernières, contribuent en même temps à accroître leur énergie assimilatrice.

b. *L'énergie assimilatrice chez les plantes qui ont été soumises dans le cours de leur développement à l'alternance de températures extrêmes*. — Les expériences qui précèdent ne portent que sur des différences de température relativement faibles. M. G. Bonnier (1), cherchant à provoquer artificiellement les caractères alpins chez les végétaux, a eu l'occasion précisément de cultiver des plantes recevant journellement dans le cours de leur développement des quantités de chaleur très différentes.

Les expériences ont porté sur des plantes vivaces et des plantes annuelles. Les premières provenaient pour chaque

(1) G. Bonnier, *Expériences sur la production des caractères alpins des plantes par l'alternance des températures extrêmes* (C. R. Acad., t. CXXVII, p. 307 ; 1898).

espèce du même pied, afin d'éliminer, ainsi qu'il a déjà été dit, les caractères individuels (*Trifolium repens*, *Teucrium Scorodonia*, *Senecio Jacobæa*). Les secondes étaient issues de graines récoltées sur le même plant (*Vicia sativa*, *Avena sativa*, *Hordeum vulgare*).

Un premier lot fut placé dans une étuve entourée sur ses trois faces de glace fondante renouvelée deux fois par jour, les plantes étant exposées au nord ; les températures extrêmes étaient 4° et 9°, et la moyenne 7 degrés.

Un deuxième lot fut placé dehors, les températures extrêmes étant 15° et 30°, la moyenne 20 degrés.

Enfin, un troisième lot passait régulièrement la nuit dans l'étuve à glace et la journée dehors, comme le lot n° 2.

Au bout de deux mois, les caractères alpins étaient apparus dans le lot n° 3 soumis aux conditions alternantes de température, c'est-à-dire que les entre-nœuds étaient proportionnellement plus courts, les tiges robustes, les feuilles plus petites, plus épaisses et plus fermes, la floraison plus hâtive, les fleurs plus colorées.

M. Bonnier a montré en outre que l'état hygrométrique n'est pour rien dans ces modifications.

En faisant la comparaison des feuilles dans les trois lots, il apparaissait nettement que la coloration verte la moins foncée se rencontrait toujours dans le lot n° 3 (plantes aux caractères alpins). Les feuilles provenant de l'étuve à glace (lot n° 1) étaient glabres et d'un vert foncé, mais gai, tandis que celles du dehors (lot n° 2) étaient d'un vert foncé, mais terne.

Les plantes du lot n° 3, en ce qui concerne la coloration du feuillage, n'avaient donc pas acquis complètement tous les caractères alpins, quelque condition sans doute n'ayant pas été convenablement remplie. Or, M. Bonnier (1) a montré que dans les montagnes les feuilles sont plus épaisses et d'un vert plus foncé que dans la plaine, que le tissu assimilateur

(1) G. Bonnier, *loc. cit.*

y est mieux disposé pour la fonction chlorophyllienne, laquelle est par suite toujours plus intense par unité de surface.

J'ai précisément exécuté un travail analogue sur les feuilles des plantes ayant servi à l'expérience qui a été rapportée plus haut (1). Toutefois, je n'ai cru pouvoir opérer qu'avec les feuilles des plantes vivaces (*Teucrium Scorodonia*, *Senecio Jacobæa*, *Trifolium repens*), car avec les plantes annuelles, surtout avec les Graminées qui ont été attaquées par la rouille, il m'était pour ainsi dire impossible d'avoir des échantillons comparables.

Germandrée (*Teucrium Scorodonia*). — Les feuilles ont une coloration d'un vert frais et foncé dans le lot n° 1, comme je l'ai dit plus haut, d'un vert foncé et terne dans le lot n° 2 et d'un vert pâle dans le lot n° 3 (Pl. III et IV, fig. $9_{a'}$, $9_{b'}$, $9_{c'}$).

Mais c'est dans ce dernier lot que le mésophylle est le plus épais (caractère alpin) ; il mesure 67 μ, alors qu'il varie entre 40 et 45 μ dans les deux autres. En outre, dans ce lot n° 3, la feuille a deux assises palissadiques très nettes, dont la première mesure 30 μ environ, tandis que dans les lots n° 2 et n° 1 il n'y a qu'une assise semblable de 18 à 20 μ. Ajoutons que dans le lot n° 1 les cellules de cette assise sont très larges par rapport à leur longueur, le mésophylle tout entier étant en somme peu différencié, comme dans les feuilles très jeunes développées au dehors.

Les chloroleucites ont à peu près partout les mêmes dimensions, mais ils sont peu colorés et très granuleux dans le lot n° 3. Ils sont au contraire serrés dans le lot n° 2 (Pl. II, fig. 8, 9, 10).

J'ai fait assimiler ces feuilles dans de l'air ayant la composition suivante :

CO^2 = ...	8,80
O = ...	18,72
Az = ...	72,48

(1) G. Bonnier, *Caractères anatomiques et physiologiques des plantes rendues artificiellement alpines par l'alternance des températures extrêmes* (C. R. Acad., t. CXXVIII, p. 1143; 1899).

Après une demi-heure d'exposition au soleil, la température étant de 22°, la feuille du lot n° 1 avait dégagé $0^{cc},200$ d'oxygène par centimètre carré; celle du lot n° 2 $0^{cc},265$, et celle du lot n° 3 $0^{cc},271$. Trois autres expériences m'ont fourni des chiffres qui sont dans les mêmes rapports que les précédents.

Les feuilles aux caractères alpins, quoique moins vertes, assimilent donc un peu plus que celles qui se sont développées au dehors, et notablement plus que celles qui proviennent de l'étuve à glace, et dont la coloration est pourtant très foncée. L'épaisseur du mésophylle et le développement plus parfait du tissu palissadique ont compensé, et au delà, la diminution de la chlorophylle dans chaque cellule. Si ce dernier phénomène avait été évité, on aurait certainement retrouvé, avec les lots n° 2 et n° 3, les résultats obtenus par M. Bonnier sur l'assimilation comparée des plantes de la plaine et de la montagne.

Séneçon (*Senecio Jacobæa*). — Les feuilles des lots n° 2 et n° 3 ont dégagé $0^{cc},060$ d'oxygène par centimètre carré, et celles du lot n° 1, $0^{cc},042$ seulement. Les différences de structure et de coloration étaient très nettes: c'est ainsi que le tissu palissadique était très développé dans le lot n° 3 (135 μ contre 80 dans le n° 2); mais les chloroleucites étaient plus petits (3 μ au lieu de 5 à 7) et beaucoup moins verts. Le mésophylle, dans le lot n° 1, était peu différencié; les chloroleucites y mesuraient 4 μ de diamètre; ils étaient plus verts que dans le lot n° 3, mais moins cependant que dans le lot n° 2.

Toutes ces différences anatomiques s'accordent donc encore parfaitement avec celles qui ont été mises en évidence dans l'énergie assimilatrice.

Trèfle (*Trifolium repens*). — C'est toujours la feuille la plus pâle, celle du lot n° 3, qui assimile le plus; elle a dégagé en effet $0^{cc},067$ d'oxygène par centimètre carré; mais, cette fois,

la feuille du lot n° 2 n'a émis que $0^{cc},050$ d'oxygène, alors que celle du lot n° 3 en a dégagé $0^{cc},061$; c'est donc le contraire de ce qui s'est produit dans les deux plantes précédentes.

Mais dans le lot n° 1 les feuilles se sont trouvées aussi épaisses que dans le lot n° 3 (150 à 160 μ), alors que celles du lot n° 2 ne mesuraient que 90 μ. Les feuilles du lot n° 3 n'ont eu l'avantage, au point de vue assimilateur, sur celles du lot n° 1, que grâce au développement plus parfait, dans un mésophylle de même épaisseur, du tissu palissadique.

Conclusions. — L'alternance des températures extrêmes engendre, comme l'a montré M. Bonnier, les caractères alpins des plantes : en particulier, elle augmente l'épaisseur des feuilles, accentue le développement du tissu palissadique. *Elle rend en même temps la fonction chlorophyllienne plus active.*

Mais l'intensité de la coloration verte *ne concorde pas ici*, au moins dans les expériences qui viennent d'être rapportées, avec l'intensité de l'assimilation ; c'est ainsi que les feuilles les plus pâles, celles qui ont été soumises aux conditions alternes de température, décomposent plus activement que les autres le gaz carbonique, la réduction de la chlorophylle dans chaque cellule ayant été plus que compensée par le développement et la différenciation du mésophylle.

CHAPITRE III

ACTION DES SELS.

Un certain nombre de sels ont une influence très marquée sur la production de la chlorophylle, et par suite sur la coloration et l'énergie assimilatrice.

Parmi ces sels, les uns gênent la formation de la matière verte, les autres la favorisent. On sait également que l'action nuisible ne se manifeste qu'à partir d'une dose variable avec la nature du sel employé et que l'action

favorable finit par changer de sens quand la dose incorporée au sol ou au liquide nutritif dépasse un certain maximum.

Il n'entre pas dans le cadre de ce travail d'expérimenter sur tous les principaux types de sels successivement et d'examiner leur influence sur la coloration et l'énergie assimilatrice des plantes. Je veux me borner à commenter brièvement, et grâce à quelques expériences que j'ai exécutées à cette occasion, les faits les plus importants se rattachant à l'action des *nitrates*, des sels de *fer* et de *cuivre* ; j'exposerai ensuite les recherches que j'ai entreprises sur l'assimilation chlorophyllienne chez les plantes croissant dans les terrains *salés* des bords de la mer et chez celles qui deviennent *chlorotiques*, notamment dans les terres trop riches en calcaire.

a. *Action des nitrates*. — Depuis les expériences de Boussingault, Vilmorin, Kuhlmann, Lawes et Gilbert, on connaît le rôle considérable exercé par les nitrates sur le verdissement et le développement des plantes, et en particulier des Graminées. Il n'est pour ainsi dire pas d'agriculteur aujourd'hui qui ignore l'influence bienfaisante du salpêtre du Chili, le *nitrate de soude*, sur les Céréales au sortir de l'hiver. Avec des doses de 300 à 500 kilogrammes à l'hectare, on provoque la formation d'un feuillage abondant et d'une teinte verte très foncée. Les nitrates, à la condition, bien entendu, que la base ne soit pas toxique, sont donc de puissants agents du verdissement.

La teinte verte très foncée qui se produit ainsi est bien due à l'abondance de la chlorophylle. Si l'on examine en effet des feuillages de Graminées qui ont crû dans des sols pauvres, on voit que les chloroleucites sont moins nombreux, moins gros et surtout moins verts que ceux des feuilles des mêmes plantes ayant subi l'action des nitrates.

D'autre part, l'énergie assimilatrice de ces feuilles très vertes est notablement supérieure à celle des feuilles restées pâles par suite du défaut d'azote nitrique. J'ai cultivé dans la

terre sableuse et peu fertile du Laboratoire de Biologie végétale (Sables de Fontainebleau) des carrés d'Avoine et de Blé dont les uns ont été arrosés à l'eau pure et les autres avec des solutions contenant du nitrate de soude ; les doses de nitrate employées ont varié entre 300 et 1 000 kilogrammes à l'hectare. Or, les rapports d'assimilation des feuilles ont été compris entre 0,65 et 0,45 ; les arrosages au nitrate ayant été effectués quand les plantes avaient acquis déjà un certain développement, la structure des feuilles n'a pas été modifiée quant à l'importance et à la différenciation du parenchyme assimilateur ; mais les chloroleucites se sont multipliés, ont grandi et surtout sont devenus très verts. *Les variations de l'énergie assimilatrice s'accordent donc aussi bien que possible avec celles de la coloration.*

Ces résultats semblent, au premier abord et dans une certaine mesure, en contradiction avec ceux qui ont été obtenus par Gilbert (1), à Rothamsted. Ce savant agronome, en effet, a montré que les quantités de carbone assimilé ne sont pas proportionnelles aux quantités de chlorophylle formée sous l'influence des engrais ; ainsi, du Blé et de l'Orge qui n'ont reçu que des sels ammoniacaux renferment plus de chlorophylle et d'azote, et cependant les poids de carbone assimilé à l'hectare ont été moindres qu'en employant comme engrais des sels ammoniacaux et des sels minéraux.

Mais, n'oublions pas qu'en employant des engrais différents et dès le début du développement, on modifie la structure des plantes (2) et par conséquent l'énergie assimilatrice. Deux feuilles de même surface, et dans le même état physiologique, contenant la même quantité de chlorophylle, mais ayant des structures différentes, peuvent fort bien décomposer l'acide carbonique avec des intensités très inégales. Enfin, il n'y a pas proportionnalité *rigoureuse* entre les énergies assimilatrices des feuilles isolées et les gains de

(1) *Gardener's Chronicle*, 1885.

(2) Dassonville, *Influence des sels sur la structure des végétaux* (Thèse de Doctorat. Paris, 1898).

carbone faits par les plantes entières, d'une part, entre la quantité de chlorophylle d'une feuille et l'intensité de la teinte verte, d'autre part.

b. *Action des sels de fer.* — L'influence des sels de fer sur la formation de la chlorophylle, malgré les controverses si nombreuses auxquelles elle a donné lieu, est aujourd'hui hors de doute.

Eusèbe Gris (1), dès 1845, traitait la *chlorose* des plantes en incorporant au sol des cristaux de sulfate de fer ou en pulvérisant sur les feuilles malades des solutions de ce sel.

Arthur Gris (2) a montré ensuite que les feuilles qui ont reverdi grâce au fer contiennent des grains de chlorophylle plus nombreux, à contours très nets et de teinte foncée.

Le fer favorise donc le verdissement.

M. Ad. Chatin (3) a prétendu cependant que le reverdissement chez les plantes chlorotiques est dû non à la formation de chlorophylle, mais de tannate de fer insoluble qui se fixe à la manière des teintures sur l'enveloppe cellulosique des tissus. Mais cette assertion est fausse.

Decaisne (4) et après lui de nombreux expérimentateurs ont vérifié l'exactitude des expériences de Gris. Aussi, depuis un certain nombre d'années, l'emploi du sulfate de fer pour le traitement de la chlorose est entré dans le domaine de la pratique agricole et horticole.

Les insuccès obtenus par quelques expérimentateurs tiennent sans doute à la nature du sol, aux doses employées qui, trop faibles, n'agissent pas, et, trop fortes, tuent les plantes; ils tiennent aussi à ce fait que la chlorose peut être produite par des causes très différentes contre lesquelles le fer ne doit pas toujours lutter seul.

(1) Eusèbe Gris, *C. R. Acad.*, 1845, p. 1386.

(2) Arthur Gris, *Recherches microscopiques sur la chlorophylle* (Thèse de Doctorat. Paris, 1857, 29).

(3) Ad. Chatin, *Bull. Soc. bot. de France*, 2e série, t. VIII, 1886, p. 343.

(4) Decaisne, *Revue horticole*, 1868, p. 221.

En réalité, nous connaissons encore mal l'étiologie de la chlorose, et tous les troubles qu'elle engendre chez les plantes, mais l'influence des sels de fer sur la formation de la chlorophylle est incontestable.

D'ailleurs, on sait aujourd'hui, surtout depuis les expériences de Salm Horstmar (1) et de Sachs (2), que les végétaux qui se développent dans un milieu dépourvu de fer deviennent vite chlorotiques et finissent par périr. Si l'on ajoute à ce milieu l'élément ferrugineux qui fait défaut, les plantes reverdissent et prospèrent. En cultivant des plantes dans une solution de Knop privé de fer et en ajoutant au bout d'un certain temps 1/1000 de sulfate de fer, j'ai pu constater sur la Luzerne et le Maïs les mêmes phénomènes.

Zimmermann (3) a montré récemment que par l'apport du fer les chloroleucites se multiplient, prennent une coloration plus intense et que leurs fonctions deviennent plus actives.

J'ai vérifié facilement cette dernière assertion en faisant assimiler comparativement des feuilles de Maïs qui, s'étant développées dans un milieu privé de fer, sont devenues jaunâtres, et des feuilles de la même plante qui ont reverdi par l'addition au liquide nutritif de 1/1000 de sulfate de fer. Les rapports d'assimilation ont été compris entre 0,35 et 0,40 et ils correspondaient à des différences histologiques de même ordre que celles qui ont été signalées par Zimmermann.

Cette action du fer, constatée il y a quarante ans, s'accordait d'ailleurs très bien avec les recherches de Verdeil (4), puis celles de Boussingault (5), d'après lesquelles la chlorophylle renfermerait du fer, comme l'hémoglobine des globules rouges du sang. On comparait la chlorose des plantes

(1) Salm Horstmar, *Ann. de chim. et de phys.*, 3e série, t. XXXII, p. 460.

(2) Sachs, *Arbeiten. d. bot. Instit. in Würtzburg*, vol. III, p. 433.

(3) Zimmermann, *Beitrage zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle*, 1890-1893.

(4) Verdeil, *loc. cit.*

(5) Boussingault, *Agronomie*, t. V, p. 131.

à l'anémie humaine et il paraissait tout à fait logique que les composés ferrugineux fussent le remède commun à ces deux affections. Mais des recherches ultérieures, celles de M. A. Gautier notamment, en 1873, et qui ont été vérifiées par Molisch en 1894, ont montré que la molécule de chlorophylle est dépourvue de fer. Alors ceux qui niaient l'action du fer sur la formation de la matière verte ont cru pouvoir triompher.

Il paraît établi, en effet, surtout depuis les travaux de Hayem (1), que le fer, dans le traitement de l'anémie, est bien absorbé par le tube digestif, et qu'il est réellement employé à la formation d'hémoglobine qui contient cet élément; mais on voudra bien remarquer qu'il n'est nullement absurde de concevoir que le fer puisse favoriser la formation et le développement des leucites destinés à verdir et dans la constitution desquels il entre, ainsi qu'exciter le protoplasma à produire de la chlorophylle sans pour cela faire partie intégrante de la molécule de cette dernière substance.

En résumé, il est incontestable que le fer a une influence marquée sur la production de la chlorophylle.

Les feuilles qui reverdissent sous l'influence des ferrugineux ont dans chaque cellule des chloroleucites plus nombreux, plus gros et plus colorés, et leur énergie assimilatrice se trouve accrue dans de notables proportions.

c. *Action des sels de cuivre.* — De nombreux expérimentateurs et en particulier Naegeli, Haselhof, Lœw, Otto, Coupin, ont montré que les sels de cuivre sont toxiques pour les racines, même à une dose très faible.

Cette question de la toxicité des sels de cuivre a beaucoup préoccupé dans ces derniers temps les agronomes et les physiologistes. Aujourd'hui, en effet, on pulvérise des solutions de sulfate de cuivre à 3 ou 4 p. 100 sur les champs

(1) Hayem, *Leçons de thérapeutique*, 2e série. Paris, 1890.

de céréales afin de détruire cette mauvaise herbe si envahissante qu'on appelle la Sanve ou Moutardon (*Sinapis arvensis*); les feuilles délicates et poilues de la Crucifère sont vite brûlées alors que celles des Céréales résistent parfaitement.

On sait aussi que les sels de cuivre sont très employés pour combattre les maladies cryptogamiques ; les différentes préparations connues sous le nom de bouillies (bouillie bordelaise ou à la chaux, bouillie bourguignonne ou à la soude, bouillie au savon, bouillie sucrée, etc.) font merveille contre les Péronosporées parasites des feuilles et en particulier contre le *Plasmopara viticola* qui cause le mildiou de la Vigne, le *Phytophthora infestans* qui attaque la Pomme de terre, le *Bremia Lactucæ* ou champignon du Meunier des Laitues.

Mais il résulte en outre d'un certain nombre d'observations que les sels de cuivre appliqués sur les feuilles auraient, en dehors de leur action anticryptogamique, une influence bienfaisante sur la végétation.

M. Rumm (1) notamment, a montré que les feuilles traitées à la bouillie bordelaise prennent une teinte verte plus accentuée par suite de l'augmentation de la chlorophylle. Des horticulteurs affirment qu'ils obtiennent de belles plantes à feuillage foncé grâce à des pulvérisations de sels de cuivre. De nombreux viticulteurs ont remarqué que les vignes sont souvent plus vigoureuses et plus vertes les années de maladie, quand les sulfatages ont été énergiques, qu'en temps ordinaire où, par suite de l'absence de mildiou, on ne pulvérise pas sur les feuilles de bouillie cuprique.

M. Rumm, par des recherches spectroscopiques, n'est pas arrivé à mettre en évidence la présence du cuivre dans les feuilles traitées; mais on sait que la méthode électrolytique est plus délicate et que c'est grâce à elle qu'on a pu trouver des traces de cuivre dans un grand nombre de plantes croissant

(1) Rumm, *Ueber die Wirkung der Kupferpreparate bei Bekämpfung der sogenannten Blattfallkrankheit der Weinrebe* (Berich. d. deutsch. Bot. Gesell., 1893, Bd. XI, p. 79).

naturellement; cette méthode aurait peut-être permis de déceler la présence du cuivre dans les feuilles qui ont reçu des pulvérisations de bouillies cupriques. Mais il est encore possible que les quantités de cuivre absorbé soient si faibles que l'analyse ne puisse les révéler; à cette dose infime, loin d'être un poison pour la plante, le cuivre exciterait cette dernière à produire de la chlorophylle (1). Frank et Krüger (2) qui ont aussi observé l'action bienfaisante des sels de cuivre sur la végétation, sont portés à l'attribuer à des phénomènes oligodynamiques dans le sens de Naegeli.

Mais cette influence du cuivre sur la formation de la matière verte est-elle bien réelle? J'ai sulfaté des carrés de Pommes de terre et de Salades et des treilles de Vigne ; j'ai observé que les plantes témoins étaient moins vertes que celles qui avaient été traitées. Mais il ne faut pas oublier que les Pommes de terre, les Salades, la Vigne, sont très souvent attaquées par les Péronosporées dont j'ai parlé plus haut ; et alors, il est difficile de dire si l'action bienfaisante des pulvérisations s'est ou non bornée à préserver les feuilles du parasitisme des Champignons. J'ai expérimenté ensuite sur la Vigne-vierge, qui, elle, était absolument saine, mais les résultats n'ont pas été suffisamment concluants.

Mais, d'un autre côté, j'ai cultivé des Fèves et du Maïs dans du liquide de Knop auquel j'ai ajouté de faibles quantités de sulfate de cuivre. Quand la dose était si minime, 1/20 000 par exemple, que les racines étaient peu attaquées, je n'observais aucune influence sur le verdissement. A la dose de 1/10 000 au contraire, les feuilles prenaient une teinte très foncée ; les racines, il est vrai, se développaient à peine et les dimensions des plantes et en particulier des feuilles se trouvaient notablement réduites (3).

(1) L. Mangin, *Revue de viticulture*, t. II, p. 29.

(2) *Berich. d. deutsch. Bot. Gesell.*, 1894, 8.

(3) Il n'est pas inutile de rappeler ici ce qui a été observé par de nombreux expérimentateurs au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, à savoir que les plantes cultivées dans l'eau distillée sont moins développées mais *plus vertes* que celles qui croissent dans le Knop normal.

Ces feuilles m'ont fourni alors une plus grande quantité d'oxygène dégagé en rapportant à l'unité de surface, que celles des plantes qui s'étaient développées dans le Knop normal. Le rapport d'assimilation pour les Fèves était voisin de 0,79 et pour le Maïs de 0,86. Les chloroleucites, surtout chez la Fève, étaient dans chaque cellule non pas plus nombreux, mais plus gros, plus colorés et à granulations très peu apparentes (Pl. II, fig. 11).

Ainsi donc le Cuivre, à des doses très faibles, 1/10 000 par exemple, absorbé par les racines que néanmoins il attaque, augmente la quantité de chlorophylle dans les cellules des feuilles et fait croître par là même et l'intensité de la coloration verte et l'énergie assimilatrice.

d. *Action du chlorure de sodium. — L'énergie assimilatrice chez les plantes du littoral.* — Les terrains *salés*, que l'on rencontre soit sur le bord de la mer, soit encore en plein continent, où ils constituent le fond d'anciens lacs d'eau saumâtre, présentent, on le sait, une flore caractéristique. On y rencontre aussi des espèces dites *ubiquistes*, c'est-à-dire qui, dans le cas dont nous nous occupons, croissent aussi bien sur les sols riches en chlorure de sodium que sur ceux qui en sont dépourvus.

La plupart de ces plantes ont un aspect tout particulier et que M. Costantin (1), dans une étude sur la flore du littoral, caractérise ainsi : « Le développement des plantes dans les terrains salés détermine un épaississement des feuilles, des tiges et des fruits, un changement dans la *nuance verte* de la plante et, dans quelques cas, une production abondante de poils sur tout l'individu. » Ces conclusions ont été vérifiées et développées depuis par M. Lesage (2) qui a comparé anatomiquement un grand nombre

L'augmentation de l'intensité de la teinte verte tient à la présence d'un peu de cuivre dans l'eau distillée.

(1) Costantin, *La flore du littoral* (Journ. de Bot., 1887, n°s 3 et 4).

(2) Lesage, *Influence du bord de la mer sur la structure des feuilles*. (Thèse de Doctorat, Paris, 1890).

de plantes des bords de la Manche à des individus de même espèce venus au jardin botanique de Rennes ou croissant spontanément dans l'intérieur des terres. En outre, par des cultures expérimentales, en arrosant des plantes avec des dissolutions assez concentrées de chlorure de sodium dont les tissus s'enrichissent (1), M. Lesage a pu montrer que c'est bien ce sel qui produit les modifications de structure observées; modifications qui peuvent être, d'après ses recherches, résumées de la façon suivante : d'une part, augmentation de l'épaisseur du mésophylle, développement plus parfait du tissu palissadique et réduction des lacunes: d'autre part, formation moins abondante de chlorophylle, ce qui détermine chez les feuilles une coloration vert pâle ou vert jaunâtre caractéristique.

Au point de vue de la fonction chlorophyllienne, ces deux sortes de modifications sont nettement antagonistes. Si une feuille, en effet, a une épaisseur plus grande, un mésophylle plus riche en tissu palissadique et des lacunes moins développées, il semble qu'elle doive assimiler davantage, et c'est ce que pensait Henri Lecoq (2) qui, à propos des feuilles épaisses et charnues des plantes du littoral, disait que le sel « donne à ces organes une plus grande vitalité et une plus grande puissance de décomposition pour l'acide carbonique ». Mais, en revanche, si les chloroleucites sont moins nombreux, moins gros et surtout moins verts dans chaque cellule, il y a lieu de se demander quelle influence cette diminution de chlorophylle peut exercer sur l'assimilation, et quelle sera la résultante de ces deux effets opposés.

Brick (3), Lesage (4), Schimper (5) ont montré que la formation de l'amidon est plus ou moins entravée chez les plantes halophytes ; mais aucune expérience directe n'ayant

(1) Lesage, *C. R. Acad.*, t. CXIV, p. 143.
(2) Henri Lecoq, *Géographie botanique*, t. III, p. 327, 1854.
(3) Brick, *Bot. Centralbl.*, t. XXXIX, 1889.
(4) Lesage, *C. R. Acad.*, 31 mars 1891.
(5) Schimper, *Indo-Malayische Strandflora*, 1891, p. 26.

été faite sur la décomposition de l'acide carbonique, je me suis proposé de combler cette lacune.

J'ai opéré sur des feuilles de plantes ubiquistes appartenant aux espèces suivantes : *Atriplex hastata*, *Beta maritima*, *Lycium barbarum*, *Plantago major*, *Tussilago Farfara*, *Senecio vulgaris*, *Polygonum aviculare*, *Medicago Lupulina*.

Pour que les comparaisons fussent exactes, il me fallait obtenir des échantillons dans le même état physiologique. Les plantes maritimes que je dois à l'obligeance de M. Costantin, m'étant envoyées de Criquebœuf (Calvados), ne pouvaient évidemment servir aux expériences qu'un certain temps après leur cueillette. Les échantillons de l'intérieur des terres devaient donc être aussi récoltés à l'avance. Pour que la similitude des conditions fût aussi complète que possible, à un jour et à une heure fixés à l'avance, des feuilles d'une même espèce étaient recueillies d'une part sur le bord de la mer, et, d'autre part, à Fontainebleau, entourées de mousse humide, puis placées dans une boîte en fer-blanc où elles restaient jusqu'au moment où on les utilisait au Laboratoire.

Parmi mes expériences, je ne citerai avec détails que la suivante :

Deux feuilles de *Lycium barbarum* sont placées dans deux éprouvettes contenant de l'air avec 7 p. 100 d'acide carbonique. L'exposition à la lumière solaire directe dure vingt minutes, la température ne dépassant pas 21 degrés. La composition de l'air initial est la suivante :

CO^2 = ...	7,00
O = ...	19,05
Az = ...	73,95

Celle de l'air final est :

Pour la feuille du bord de la mer (surface de la feuille : 3^{cq} ; volume d'air : 4^{cc},5).	CO^2 = 6,40 O = 19,70 Az = 73,90	Pour la feuille de Fontainebleau (surface de la feuille : 2^{cq} ; volume d'air : 5^{cc}).	CO^2 = 6,00 O = 20,10 Az = 73,90

On déduit facilement des analyses et des données ci-dessus que la feuille maritime a dégagé par centimètre carré, $0^{cc},0097$ d'oxygène et la feuille terrestre $0^{cc},0250$; le rapport d'assimilation est donc de 0,40.

En examinant les deux feuilles au microscope, j'ai observé que la première avait un mésophylle à tissu palissadique très serré, et dont l'épaisseur était de 283 μ; pour la seconde, cette dimension s'abaissait à 170 μ; mais les chloroleucites y étaient plus nombreux, plus gros et plus verts. Le plus grand développement du parenchyme en palissade n'arrive donc pas à compenser l'affaiblissement de la fonction chlorophyllienne causé par la réduction du pigment vert : la plante marine assimile moins par unité de surface que celle de l'intérieur des terres.

D'autres expériences faites avec la même espèce, et dans lesquelles presque tout l'acide carbonique a été décomposé, m'ont fourni des rapports d'assimilation compris entre 0,39 et 0,45.

Pour le *Senecio vulgaris*, j'ai obtenu 0,68, 0,65, 0,70. Avec le *Tussilago Farfara*, 0,40, 0,37, 0,35; les différences de coloration et surtout de structure étaient d'ailleurs très frappantes et en tout conformes à celles qu'a observées M. Lesage. Même conclusion pour le *Plantago major*; tous les résultats trouvés sont des nombres compris entre 0,35 et 0,40 (fig. 14 et 15, Pl. III et IV; fig. 7_a et 7_b).

Pour le *Beta maritima*, j'ai trouvé des rapports voisins de 0,85; d'ailleurs, les feuilles étaient peu différentes comme coloration; celles récoltées à Fontainebleau provenaient de *Beta Rapa*; mais on sait que cette plante, comme la première, n'est qu'une variété de *Beta vulgaris*.

En ce qui concerne le *Polygonum aviculare*, le rapport a été de 0,60.

Avec le *Medicago Lupulina*, il s'est élevé à 0,90. Dans les recherches de M. Lesage, cette plante faisait exception à la règle, relativement à la structure; la variété terrestre avait la plus grande épaisseur; mais dans les échantillons

que j'ai étudiés, il n'en était pas ainsi. Les feuilles provenant des bords de la mer avaient 180 μ d'épaisseur; celles de Fontainebleau, 120 μ seulement, et, chez les premières, l'assise en palissade située immédiatement sous l'épiderme avait des chloroleucites moins nombreux et moins verts.

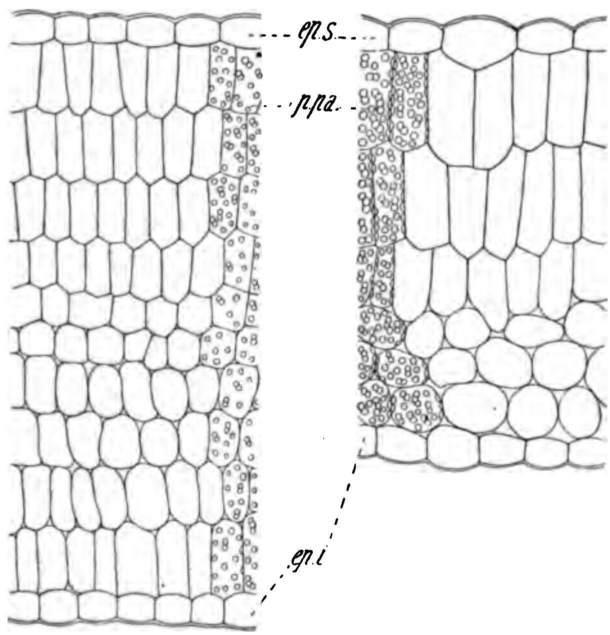
A  B

Fig. 14 et 15. — *Plantago major.* — A, feuille maritime; B, feuille de l'intérieur des terres. Mêmes lettres que précédemment.

Enfin, avec l'*Atriplex hastata*, le rapport d'assimilation s'est élevé à 1,25 ; mais les feuilles maritimes, bien qu'ayant peu de chlorophylle dans chaque cellule étaient beaucoup plus épaisses que celles provenant de Fontainebleau (1360 μ contre 127). Remarquons toutefois qu'au point de vue de la plante entière, l'assimilation restait néanmoins inférieure, à cause du faible développement des feuilles en surface.

Avant de conclure, disons que selon Stahl (1), la cause

(1) Stahl, *Bot. Zeit.*, 1894, p. 233.

des faits observés par Schimper, à savoir la diminution de l'amidon dans les feuilles des plantes maritimes, réside dans la fermeture des stomates et par conséquent dans l'affaiblissement de la transpiration, ce dernier phénomène ayant été mis en évidence par Sachs et Pfeffer, chez les plantes cultivées dans une solution de chlorure de sodium.

Mais il est difficile d'admettre qu'une diminution de la transpiration, surtout chez des feuilles isolées et placées dans un milieu saturé d'humidité, ainsi que la fermeture des stomates aient une si grande influence sur la fonction chlorophyllienne. D'ailleurs Diels, dans une étude récente, nie toute action du sel sur les cellules stomatiques (1).

D'autre part l'énergie assimilatrice d'une feuille ne peut se mesurer rigoureusement par la quantité d'amidon trouvée à un moment donné. S'il en était ainsi, l'assimilation chez les plantes halophytes serait extrêmement faible, puisque Schimper a observé que par suite de l'action du chlorure de sodium, l'amidon ne se forme qu'en très petite quantité, ou même pas du tout (*Malcolmia maritima*, *Datura*, *Métel*, *Maïs*, *Cresson*, etc.).

Je crois donc que les différences observées dans l'intensité des dégagements d'oxygène chez les plantes maritimes et les plantes terrestres, et qui ne sont nullement proportionnelles à celles qu'on constate dans les quantités d'amidon formé, doivent s'expliquer surtout par les modifications de structure et la diminution de la matière verte.

Conclusions. — Les feuilles des plantes maritimes subissant une réduction de la chlorophylle sous l'influence du sel marin, ce qui leur donne une teinte *vert pâle* ou *vert jaunâtre*, acquièrent par contre une épaisseur plus grande et un développement plus marqué des tissus assimilateurs; mais cette modification de structure, qui est favorable à la

(1) Diels, *Stoffwechsel und Structur der Halophyten* (Jahrb. f. wissen. Bot. Band XXXII. Heft 2, 1898, p. 309).

décomposition de l'acide carbonique, n'arrive pas à compenser l'action nuisible que produit le sel. L'assimilation, rapportée à l'unité de surface, reste en effet toujours moindre pour les feuilles d'une plante maritime que pour les feuilles comparables de la même espèce, croissant dans l'intérieur des terres.

e. *Action du carbonate de chaux. L'énergie assimilatrice chez les plantes chlorotiques.* — Un grand nombre de végétaux, et en particulier des arbres fruitiers comme le Poirier, se développent mal dans les sols riches en calcaire, surtout si cet élément se trouve dans un état physique tel que les eaux d'infiltration chargées d'acide carbonique puissent le dissoudre facilement. Ces végétaux perdent leur vigueur, et leur feuillage présente une *teinte jaunâtre* ; on dit qu'ils sont *chlorotiques*. Les vignes américaines sont aussi très sujettes à la chlorose; aussi, dans les pays phylloxérés, le problème de la reconstitution rencontre-t-il de grandes difficultés, quand le sol est calcaire.

Poirier (*Pirus communis*). — J'ai eu l'occasion d'observer, à l'École d'agriculture du Chesnoy (Loiret), des Poiriers (variété *Beurré de Diel*) qui, végétant sur le calcaire de Beauce inférieur, lequel est constitué par des marnes riches en carbonate de chaux très attaquable, présentent tous les ans de la chlorose. Un grand nombre de feuilles sont absolument jaunes sur les deux faces ; on ne voit de chlorophylle que le long des nervures. Entre les feuilles presque complètement jaunes et celles qui ne sont pas atteintes de chlorose, on rencontre tous les intermédiaires (Pl. III et IV ; fig. 2_a et 2_b).

Je me suis proposé de rechercher quel rôle jouent ces feuilles jaunes, nettement chlorotiques, dans l'assimilation, et je les ai comparées, sous ce rapport, aux feuilles restées vertes.

Tout d'abord, à ma grande surprise, je l'avoue, j'ai trouvé

que ces feuilles chlorotiques dégagent de l'oxygène à la lumière. Leur teinte, très voisine de celle des plantes étiolées, permettait en effet de supposer que la résultante de l'assimilation et de la respiration se trouverait être en faveur de cette dernière fonction; or, c'est le contraire qui a lieu, et les feuilles les plus chlorotiques, qu'on prendrait de loin pour des feuilles panachées, m'ont donné des résultats analogues.

En expérimentant sur de telles feuilles et sur d'autres qui étaient restées vertes, j'ai trouvé presque toujours, comme rapports d'assimilation, des nombres compris entre 0,15 et 0,20.

Chez les feuilles chlorotiques le mésophylle était identique comme épaisseur et comme différenciation à celui des feuilles vertes; mais les chloroleucites du tissu palissadique étaient très décolorés, sauf cependant le long des nervures. Dans le parenchyme spongieux, au contraire, la décoloration des grains de chlorophylle était très faible.

M. Zimmermann (1) prétend que dans les cas de chlorose moyenne, les chromoleucites n'assimilent pas. Il est vraisemblable qu'il doit en être ainsi pour la plupart de ceux du tissu palissadique; en tout cas, ceux qui se trouvent dans le parenchyme spongieux et dans les cellules avoisinant les nervures doivent, par suite des résultats expérimentaux qui précèdent, avoir conservé la propriété de décomposer l'acide carbonique.

Vigne (*Vitis vinifera*). — Le cépage malade était le *Pineau*,

(1) Zimmermann, *loc. cit.*

Les conclusions de M. Zimmermann sont basées sur ce fait qu'on ne constate pas de formation d'amidon à la lumière. Mais on admet aujourd'hui, grâce à la connaissance des propriétés des diastases et contrairement à l'opinion de Sachs, que les hydrates de carbone provenant de l'assimilation ne passent pas nécessairement par la phase amidon (Duclaux *Traité de microbiologie*, t. II, p 74. Paris, 1899). Aussi on ne peut apprécier avec précision l'énergie assimilatrice des feuilles en déterminant les quantités d'amidon qu'elles contiennent à un moment donné. J'ai déjà eu l'occasion de le faire remarquer au sujet des plantes végétant dans les terrains salés (Voy. p. 106).

si répandu en Bourgogne. Il provenait de vignobles de l'Avallonnais situés sur le lias supérieur. La chlorose, dans ce cas, n'était probablement pas due au calcaire, au moins d'une manière exclusive, mais peu importe la cause, au point de vue où je suis placé.

Les feuilles atteintes étaient jaunâtres, mais on voyait des lisérés verts sur le limbe, le long des nervures, plus larges que ceux dont il a été question chez le Poirier. Au microscope, le tissu palissadique était presque complètement décoloré, mais le parenchyme lacuneux présentait encore une teinte verte à peu près normale.

Les expériences m'ont donné alors, comme rapports d'assimilation, des nombres voisins de 0,30.

Robinier (*Robinia pseudo-Acacia*). — On rencontre souvent sur les Robiniers (*Robinia pseudo-Acacia*), et notamment sur ceux qui sont jeunes, des rameaux entiers dont les feuilles sont chlorotiques, alors que tous les autres rameaux de même âge sont parfaitement verts. Ici, ce n'était certainement pas le calcaire qui engendrait la maladie, puisque ces Robiniers croissaient sur les sables de Fontainebleau.

Comme toujours, les folioles chlorotiques avaient leur tissu palissadique décoloré, mais le long des nervures il y avait des bandes vertes très foncées et assez larges. Aussi les rapports d'assimilation ont-ils oscillé entre 0,40 et 0,50.

Ailante (*Ailantus glandulosa*). — On rencontre très souvent aussi des rameaux de jeunes Ailantes (*Ailantus glandulosa*) attaqués par la chlorose.

Mais ici le parenchyme en palissade n'est pas dépourvu de matière verte. Il y a des chloroleucites dans toutes les cellules du mésophylle, seulement ils sont peu foncés; le long des nervures aussi se trouvent des lisérés verts. Néanmoins, à l'aspect, les différences de coloration entre les feuilles chlorotiques et les feuilles saines sont aussi grandes que chez le Robinier. Nous retombons alors dans le cas de

végétaux verts appartenant à des variétés ou à des espèces voisines et qui diffèrent entre eux par l'intensité de coloration de leur feuillage. Aussi les rapports d'assimilation se sont élevés jusqu'à 0,80, chiffre souvent trouvé dans les expériences rapportées au chapitre premier (1re partie, Section I).

Conclusions. — La chlorose est une affection qui peut être attribuée à des causes multiples et notamment à un excès de calcaire. Elle se manifeste par une coloration jaunâtre des feuilles due à la disparition de la chlorophylle, et spécialement de celle du tissu palissadique, sauf en général le long des nervures.

L'état chlorotique étant plus ou moins accusé, les feuilles malades se trouvent influencées plus ou moins fortement dans leur fonction chlorophyllienne. Mais des feuilles de Poirier, franchement jaunâtres et présentant par conséquent une chlorose très forte, décomposent encore l'acide carbonique à la lumière; leur énergie assimilatrice est même le $\frac{1}{6}$ ou le $\frac{1}{5}$ de celle des feuilles saines.

Nota. — Les Poiriers chlorotiques dont il vient d'être question étaient réellement dépérissants. Ils ne donnent plus de fruits, et, conservés en place, ils sont condamnés à périr. On en est réduit à les arracher et à les planter dans un autre endroit; on les remplace par des jeunes qui prospèrent bien tout d'abord, tant que leurs racines se trouvent dans la terre rapportée et pauvre en calcaire. Mais au bout d'un certain temps, quand ces racines atteignent le sol qu'on a laissé en place, la chlorose apparaît intense et les arbres doivent subir le sort de leurs devanciers.

Si l'on rapproche, au point de vue de la fonction chlorophyllienne, ces végétaux chlorotiques comme le Poirier, la Vigne, de certains végétaux à feuilles rouges, ou à feuilles panachées, on est frappé de ce fait que les premiers sont dans un état pathologique qui amène presque invariable-

ment la mort au bout d'un temps plus ou moins long, alors que les seconds semblent jouir d'un parfait état de santé; et pourtant ceux-ci ont un feuillage qui n'assimile souvent pas plus énergiquement que celui des autres.

On peut dire que ces arbres rouges ou panachés et qui sont des variétés d'arbres à feuillage vert, sont adaptés maintenant à une assimilation faible et que les Poiriers et la Vigne ne le sont nullement. Mais il n'est pas non plus impossible que les causes qui engendrent la chlorose provoquent dans la biologie des plantes d'autres troubles que ceux qui consistent dans un ralentissement de la fonction chlorophyllienne.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le feuillage des végétaux supérieurs présente des colorations infiniment variées. La teinte verte, due à la chlorophylle et qu'on rencontre presque toujours, est plus ou moins foncée suivant les espèces et les variétés ; son intensité dépend surtout de l'épaisseur et de la différenciation du mésophylle, du nombre, des dimensions, de la coloration et de la répartition des chloroleucites, tous facteurs qui ont une influence marquée sur l'*énergie assimilatrice*.

La coloration verte peut être masquée plus ou moins complètement par une substance soluble dans le suc cellulaire, variant du rouge au bleu et qu'on nomme *anthocyanine* ou *érythrophylle*. De là ces tons rouge brun, rouge carmin, rouge violacé qui sont si recherchés dans l'ornementation des parcs et des jardins.

Des feuilles entières d'un végétal ou des portions de feuilles peuvent être dépourvues de chlorophylle, et alors elles sont dites *panachées*. Certaines Phanérogames mêmes sont totalement dépourvues de matière verte, comme les Champignons.

Le milieu, d'autre part, influe beaucoup sur la structure des plantes et le développement de la chlorophylle et par suite sur la coloration. Aussi des individus d'une même espèce présentent-ils des teintes différentes suivant les conditions dans lesquelles ils ont vécu.

Mes recherches ont eu précisément pour objet de faire connaître l'intensité avec laquelle l'acide carbonique est décomposé chez les plantes qui présentent les colorations si diverses que je viens de rappeler ; je reproduis ici, dans l'ordre même de mon travail, les différentes conclusions auxquelles je suis arrivé.

COLORATIONS INHÉRENTES A LA NATURE DES PLANTES.

I. — Plantes ni parasites ni saprophytes.

1° *Plantes vertes.*

Un grand nombre de plantes vertes appartenant à des variétés ou à des espèces voisines, et développées dans les mêmes conditions de milieu, diffèrent entre elles par l'intensité de coloration de leur feuillage.

Or, si très souvent les feuilles d'un vert foncé ont une énergie assimilatrice supérieure à celle des feuilles d'un vert pâle (*Céréales*, *Laitues et Romaines*, *Bégonia*, *Fuchsia*), il arrive aussi que des feuilles ayant la même teinte verte assimilent différemment (*Fuchsia*), et que des feuilles d'un vert pâle assimilent autant et même plus que celles d'un vert foncé (*Pêcher*, *Prunier*, *Canna*, *Chrysanthème*, *Troène*).

Aussi, les rapports d'assimilation de deux variétés voisines et qui sont exprimés par le quotient obtenu en divisant l'énergie assimilatrice (1) des feuilles de la variété foncée par celle des feuilles de la variété pâle, ont-ils pu être égaux à 1, et même quelquefois à 1,15 ; en général, cependant, ils ont été compris entre 0,60 et 0,90.

Ces rapports, qui peuvent être inférieurs ou supérieurs à l'unité, s'expliquent néanmoins en tenant compte de l'épaisseur du mésophylle, de sa structure et en particulier du développement du tissu palissadique, de la dimension et de la teinte des chloroleucites, lesquels sont tous des facteurs dont les variations diverses ont sur la coloration verte des feuilles et sur l'énergie assimilatrice des effets tantôt concordants, tantôt opposés. En ce qui concerne la décomposition de l'acide carbonique, ces effets ont une résultante que l'expérience seule peut faire connaître dans son sens et sa grandeur.

Toutefois, cette résultante semble dans quelques cas en

(1) Je rappelle que l'énergie assimilatrice d'une feuille est mesurée par la quantité d'oxygène dégagé en un temps donné par unité de surface.

contradiction avec les données déduites de l'anatomie (*Pêcher*, *Prunier*, *Spirée*, etc.). Il y a donc en dehors des variations de la structure et de la quantité de matière verte d'autres causes dont il sera parlé plus loin et qui influent sur l'énergie assimilatrice.

2° Plantes colorées autrement qu'en vert.

Plantes rouges. — Parmi les plantes dont le feuillage est coloré en rouge, les unes ont une énergie assimilatrice inférieure à celle des mêmes espèces vertes dont elles ne sont que des variétés (*Betterave rouge*, *Coudrier pourpre*, *Prunus Pissardi*, *Sycomore pourpre*, *Canna*, *Arum et Pelargonium* à feuilles maculées).

Assez souvent, l'énergie assimilatrice des feuilles rouges se trouve comprise entre la moitié et les trois quarts de celle des feuilles vertes. Dans le *Prunus Pissardi* comparé au *Prunus Myrobolana*, le rapport s'abaisse à un quart en été et chez certains *Coleus* à un sixième et même à un septième.

Parfois, la raison de cette infériorité tient à une épaisseur moindre du mésophylle; mais, d'une manière générale, il faut la chercher dans la plus faible coloration verte des chloroleucites, par conséquent dans la pauvreté de la feuille en chlorophylle.

Par contre, d'autres plantes, comme l'*Arroche rouge*, le *Hêtre* et l'*Épine-Vinette pourpres* (les deux premières ayant de la matière rouge dans l'épiderme seulement et la troisième dans l'assise palissadique), ont une énergie assimilatrice égale à celle des plantes vertes de la même espèce. Mais l'épaisseur des feuilles est la même et les cellules sont aussi riches en chlorophylle.

Dans ce dernier cas, on voit que la substance rouge n'a exercé aucune action nuisible sur le verdissement et sur l'assimilation. Il est donc vraisemblable d'admettre, et l'expérience le prouve, que chez les autres plantes rouges qui

renferment davantage d'anthocyanine, cette action n'est pas importante et que les différences d'assimilation avec les plantes vertes tiennent en grande partie soit à la plus faible épaisseur des feuilles, soit à la richesse moindre des cellules en chlorophylle.

D'ailleurs, l'examen du spectre d'absorption de l'anthocyanine, qui est sensiblement complémentaire de celui de la chlorophylle, *ainsi que mes expériences* exécutées sur la substance rouge, montrent que celle-ci ne peut exercer dans les feuilles qu'une action nulle sur le verdissement, et assez faible sur la décomposition de l'acide carbonique.

Les feuilles qui rougissent à l'automne avant de tomber, comme la *Vigne-vierge*, dégagent de l'acide carbonique à la lumière peu de temps après que la coloration rouge apparaît; l'assimilation n'est pas nulle pour cela, mais elle est masquée par la respiration. Les chloroleucites déjà un peu attaqués perdent ensuite complètement leur matière verte et se désorganisent; l'anthocyanine envahit presque toutes les cellules, et les feuilles prennent alors une belle teinte d'un rouge éclatant ; elles respirent encore, puis se flétrissent et meurent.

Les feuilles de *Vigne*, qui normalement ne rougissent pas, prennent cependant parfois en août ou septembre une teinte analogue à celle de la plante précédente. Leur tissu palissadique est tout d'abord envahi par l'anthocyanine, et les chloroleucites perdent une partie de leur matière verte, ce qui affaiblit l'énergie assimilatrice (dans la proportion d'un demi à un tiers environ) ; puis, les parties rouges finissent par subir au bout d'un temps variable le même sort que les feuilles de la Vigne-vierge. Cette affection, connue sous le nom de « Rougeot », consiste donc en réalité dans un phénomène de rougissement automnal apparu accidentellement et prématurément sous l'influence de certaines conditions météoriques chez une plante où il ne se produit pas d'habitude.

Chez les feuilles persistantes comme celles du *Mahonia*,

quand l'anthocyanine apparaît dans les cellules palissadiques, les chloroleucites prennent une teinte verte moins foncée et l'énergie assimilatrice diminue (dans une proportion d'un tiers environ). Si les feuilles sont âgées, elles finissent par perdre toute leur chlorophylle, rougissent complètement et périssent; dans le cas contraire, elles redeviennent vertes au printemps et continuent à fonctionner.

Enfin, chez les *Conifères* et le *Buis*, les feuilles qui ont bruni pendant l'hiver par suite de l'altération de la chlorophylle, et non par formation d'anthocyanine, cessent de dégager de l'oxygène à la lumière; mais, quand la température redevient favorable, elles reverdissent et la fonction assimilatrice se manifeste à nouveau.

Plantes panachées. — Les feuilles panachées dites *dorées* (*Sambucus*, *Negundo*), riches en xantholeucites comme les feuilles étiolées, ne dégagent pas plus que ces dernières d'oxygène à la lumière. La xanthophylle n'est donc pas douée du pouvoir assimilateur d'une façon appréciable, au moins par les méthodes directes.

Quant aux feuilles *argyrescentes* (*Begonia Rex*, *Lamium maculatum*) qui doivent leur panachure au décollement de l'épiderme, elles ont une énergie assimilatrice égale à celle des feuilles dépourvues de parties argentées.

II. — Plantes parasites ou saprophytes.

Au point de vue de l'assimilation du carbone, les Orchidées terrestres paraissent présenter tous les intermédiaires depuis les espèces vertes qui tirent la plus grande partie sinon la totalité de leur carbone de l'air, et les espèces décolorées comme le *Neottia* qui sont entièrement saprophytes et qui, grâce à leurs mycorhizes, sont capables de puiser le carbone dans les matériaux de l'humus.

Le *Limodorum abortivum*, plante d'aspect violacé, doit être placé, bien qu'il contienne une quantité notable de chlorophylle, au voisinage des saprophytes complets. Par

suite, en effet, de l'insuffisance du nombre des chloroleucites dans le parenchyme cortical (ceux du cylindre central ne recevant que des radiations lumineuses très affaiblies), et peut-être aussi de la nature spéciale du pigment vert, cette plante décompose peu d'acide carbonique et sa respiration est toujours supérieure à l'assimilation.

Le *Limodorum* se trouve donc à peu près dans le même cas que ces Rhinanthacées, comme l'*Euphrasia officinalis*, qui, malgré leur coloration verte, ne dégagent pas d'oxygène à la lumière, ainsi que l'a démontré M. Bonnier.

COLORATIONS EN RAPPORT AVEC LE MILIEU.

1° *Action de la lumière.*

Bien que la lumière soit en général indispensable au verdissement, il y a des plantes chez lesquelles la chlorophylle peut se former à l'*obscurité*. Ces plantes, le Pin Pignon par exemple, exposées à la lumière, décomposent l'acide carbonique avec une énergie qui paraît en rapport étroit avec le développement du tissu assimilateur et la quantité de matière verte. Il en résulte que si la chlorophylle qui se forme ainsi à l'obscurité est différente de celle qui prend naissance à la lumière, cette différence n'aurait pas d'influence sensible sur l'assimilation.

L'intensité du verdissement et la structure variant avec la *réfrangibilité*, la coloration se trouve alors influencée dans des proportions qui peuvent être considérables (recherches inédites de M. Teodoresco). Des plantes qui se développent dans une lumière bleue contenant les radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre sont plus vertes que celles qui ne reçoivent que des rayons rouges, ces dernières étant elles-mêmes beaucoup plus foncées que celles qui se développent dans la lumière verte.

Si l'on fait assimiler ces plantes inégalement colorées,

on voit que l'énergie avec laquelle elles décomposent l'acide carbonique concorde parfaitement avec l'intensité et la teinte verte d'une part, avec la structure et la quantité de chlorophylle d'autre part.

2° *Action de la chaleur.*

La *chaleur*, au moins entre certaines limites, augmente l'épaisseur et la différenciation du mésophylle des feuilles, ainsi que le nombre, les dimensions et la teinte des chloroleucites (recherches inédites de M. Bonnier). Toutes ces modifications ont pour effet d'accroître l'intensité de la coloration verte et en même temps l'énergie assimilatrice.

Si l'on expose des plantes pendant tout le cours de leur développement au froid durant la nuit et en plein soleil durant le jour, cette *alternance des températures extrêmes*, ainsi que l'a montré récemment M. Bonnier, provoque l'apparition de caractères propres aux végétaux alpins. La taille est réduite, mais les feuilles sont plus épaisses et leur tissu palissadique est plus développé. Comme dans les expériences de M. Bonnier, les feuilles des plantes naines étaient restées, contrairement à ce qui a lieu dans les Alpes, moins vertes que celles des plantes ayant végété constamment dans une étuve froide ou au dehors dans les conditions normales, il s'ensuit que l'énergie assimilatrice n'a pas varié dans le même sens que la coloration. La réduction de la chlorophylle dans les cellules des feuilles chez les plantes naines a été plus que compensée par le développement de tout le mésophylle et spécialement du tissu palissadique ; ainsi, les feuilles les plus pâles sont précisément celles qui dégagent le plus d'acide carbonique.

3° *Action des sels.*

Il est établi depuis longtemps que les *nitrates* et les *sels de fer* favorisent la production de la chlorophylle, et par suite

augmentent l'intensité de la coloration verte des plantes. Or cette coloration plus foncée correspond toujours à une énergie assimilatrice plus élevée.

Les *sels de cuivre* ajoutés aux solutions nutritives dans des doses très faibles (1/20 000 à 1/10 000), tout en attaquant les racines et en retardant la croissance, augmentent les dimensions et la teinte des chloroleucites et par suite l'intensité de la coloration verte, et, en même temps que celle-ci, l'énergie assimilatrice.

Le *chlorure de sodium*, au contraire, est défavorable à la formation de la chlorophylle, et c'est ce qui donne aux feuilles des plantes du littoral de la mer leur teinte vert jaunâtre ou vert pâle caractéristique. Mais on sait en outre qu'en même temps l'épaisseur du mésophylle est augmentée et le tissu palissadique plus différencié. Néanmoins, cette modification de structure qui est favorable à la décomposition de l'acide carbonique n'arrive pas à compenser l'action nuisible que produit le sel. L'assimilation reste en effet toujours moindre pour les feuilles d'une plante maritime que pour les feuilles comparables de la même espèce croissant dans l'intérieur des terres.

L'excès de *calcaire*, ainsi que beaucoup d'autres causes d'ailleurs, engendre la *chlorose* chez un certain nombre de plantes. Or des feuilles nettement chlorotiques et qui présentent une teinte jaune décomposent encore, contrairement à ce qu'on aurait pu penser, l'acide carbonique à la lumière ; leur énergie assimilatrice s'est montrée le sixième et même le cinquième de celle des feuilles saines chez le Poirier, et le tiers chez la Vigne. La chlorophylle existait encore dans toute l'épaisseur du mésophylle avoisinant les nervures ; le tissu palissadique, par contre, était complètement décoloré.

Résumé. — Les résultats expérimentaux qui précèdent conduisent, comme on le voit, à la connaissance : 1° d'un certain nombre de renseignements précis relatifs à l'*assi-*

milation spécifique (variétés ou espèces voisines de plantes vertes parasites ou saprophytes, plantes rouges et panachées) ; 2° du *rôle de quelques substances colorantes* (anthocyanine, xanthophylle) dans l'assimilation ; 3° de l'influence de diverses *conditions de milieu* se rapportant à la lumière, à la température et aux sels, sur la coloration et la structure des plantes, et par suite sur l'*énergie assimilatrice*.

En outre, on peut dégager de ces résultats deux conséquences importantes :

1° L'*énergie assimilatrice* considérée chez les Phanérogames dans ses rapports avec les substances colorantes paraît ne dépendre exclusivement que des chlorophylles contenues dans les organes assimilateurs, quelle que soit d'ailleurs la couleur de ces derniers ; de plus, si cette couleur est verte, ce qui est le cas normal, il n'y a pas de relation directe et nécessaire entre son intensité et l'activité avec laquelle l'acide carbonique est décomposé.

Quand le milieu modifie la teinte verte, les variations observées dans l'intensité de la fonction chlorophyllienne s'expliquent assez bien en tenant compte de la structure et du développement du mésophylle et *particulièrement du tissu palissadique*, ainsi que des dimensions, de la coloration, du nombre et de la répartition des chloroleucites ; mais il peut en être autrement quand le degré de la nuance verte tient à la nature même des plantes. Il arrive parfois, en effet, que les résultats expérimentaux sont en contradiction avec les déductions tirées de l'anatomie, d'où la nécessité d'invoquer d'*autres facteurs* qui pourraient, eux aussi, faire varier l'assimilation.

Quels sont ces facteurs ? Peut-être la nature même des chlorophylles, la multiplicité de ces dernières ne faisant plus de doute depuis les travaux de MM. Armand Gautier et Etard ? peut-être aussi et surtout l'activité propre de la matière vivante des leucites verts considérée dans ses rapports avec la décomposition de l'acide carbonique ?

2° On s'exposerait le plus souvent à de graves erreurs si

l'on voulait, à l'aide des données anatomiques seules, *prévoir* l'intensité des fonctions physiologiques et spécialement celle de la résultante de deux fonctions opposées, comme la respiration et l'assimilation chlorophyllienne.

C'est à l'expérience qu'il faut s'adresser pour connaître avec certitude cette résultante; encore faut-il que, dans ce cas, la méthode employée porte sur la *mesure des échanges d'acide carbonique et d'oxygène* entre la plante et l'atmosphère ambiante. La méthode qui repose sur l'*évaluation des quantités d'amidon* formé à la lumière ne présente, comme on l'a vu, aucune garantie d'exactitude; elle a conduit différents expérimentateurs à formuler au sujet de l'énergie assimilatrice des plantes rouges, des plantes vivant dans les terrains salés et des plantes chlorotiques, des conclusions qui s'écartent notablement de celles auxquelles je suis arrivé par la comparaison des échanges gazeux. Il faut remarquer, en effet, que les hydrates de carbone provenant de l'assimilation chlorophyllienne ne se transforment pas nécessairement dans leur totalité en grains d'amidon, comme le croyait Sachs (1); la production de ces derniers, comparable en quelque sorte à celle des cristaux dans une solution saturée, fait que la quantité d'amidon sous forme de grains produite en un temps donné dans deux feuilles différentes n'est pas forcément proportionnelle à la quantité d'acide carbonique décomposé qui, elle, sert par définition à mesurer l'énergie assimilatrice.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, dirigé par M. Gaston Bonnier, à qui je témoigne ici toute ma reconnaissance pour les excellents conseils et les nombreux encouragements qu'il n'a cessé de me prodiguer.

J'adresse aussi mes plus sincères remerciements à M. Léon Dufour, directeur adjoint, pour les précieux renseignements qu'il m'a donnés au cours de ces recherches.

(1) Duclaux, *loc. cit.*

EXPLICATION DES PLANCHES

RENSEIGNEMENTS COMMUNS AUX PLANCHES.

ep. s., épiderme supérieur.
p. pa., parenchyme en palissade.
p. s., parenchyme spongieux.
ep. i, épiderme inférieur.
p. co., parenchyme cortical.

Les chloroleucites ne sont représentés dans toute l'épaisseur du parenchyme que dans une ou deux rangées de cellules seulement.

Les figures 1, 2, 3, 4, 6, 7, 11 ont été dessinées à un grossissement de 250 diamètres.

La figure 5 est une figure schématique.

Pour les figures 8, 9 et 10, le grossissement est de 350.

PLANCHE I

Fig. 1. — Coupe transversale d'une feuille de *Blé de Noé*.
Fig. 2. — — *Blé Suisse*.
Fig. 3. — — *Chrysanthème* à teinte foncée.
Fig. 4. — — — à teinte pâle.

PLANCHE II

Fig. 5. Coupe transversale schématique d'une feuille de *Pêcher* (var. *Béti Robin*). — *pl*, plages de parenchyme à teinte pâle; *f*, faisceaux libéro-ligneux.
Fig. 6. — Coupe transversale de l'écorce du *Limodorum abortivum*.
Fig. 7. — de l'*Epipactis latifolia*.
Fig. 8. — Coupe transversale d'une feuille de *Teucrium Scorodonia*, la plante s'étant développée à des températures extrêmes et alternes.
Fig. 9. — Même coupe, la plante s'étant développée dehors.
Fig. 10. — Même coupe, la plante s'étant développée dans une étuve froide.
Fig. 11. — Cellules palissadiques d'une feuille de *Faba* (*a*, culture dans le Knop normal; *b*, culture dans le Knop contenant du cuivre).

PLANCHES III ET IV

1*a*. Feuille de Pêcher (var. Valdy).
1*b*. — (var. Béti Robin).

2*a*. Feuille de Poirier non chlorotique.
2*b*. — chlorotique.
3. Feuille de Sureau doré.
4. — de Négondo doré.
5*a*. Pin Pignon ayant verdi à la lumière.
5*b*. — ayant verdi à l'obscurité.
6*a*. Plant de Maïs ayant verdi dans la lumière blanche.
6*b*. — — derrière une cuvette remplie d'une solution d'anthocyanine.
7*a*. Feuille de *Plantago major* (le pied provenant de l'intérieur des terres).
7*b*. Feuille de *Plantago major* (le pied provenant du littoral).
8*a*. Feuille de *Stachys silvatica* (le pied s'étant développé dans l'armoire chaude).
8*b*. Feuille de *Stachys silvatica* (le pied s'étant développé dans l'armoire froide).
9*a*. Feuille de *Teucrium Scorodonia* (le pied provenant du dehors).
9*b*. — — (le pied provenant de l'étuve froide).
9*c*. — — (le pied ayant été soumis aux conditions alternes de température).
10*a*. Feuille de *Faba vulgaris* (le pied s'étant développé dans la lumière rouge).
10*b*. Feuille de *Faba vulgaris* (le pied s'étant développé dans la lumière bleue).
10*c*. Feuille de *Faba vulgaris* (le pied s'étant développé dans la lumière verte).

SUR LES COULACÉES

Par M. PH. VAN TIEGHEM (1)

Lorsqu'elle fut établie, il y a bientôt quatre ans (2), la famille des Coulacées se réduisait au seul genre Coule (*Coula* Baillon), originaire du Gabon. Depuis, on y a rattaché successivement, d'abord, en 1896, le genre Minquart (*Minquartia* Aublet), de la Guyane française, puis, en 1897, le genre Ochanostache (*Ochanostachys* Masters), de la Malaisie. Aujourd'hui, on se propose de montrer qu'il faut aussi y incorporer, d'une part le genre Enduse (*Endusa* Miers), du Pérou, de l'autre, le genre nouveau Eganthe (*Eganthus*), du Brésil, ce qui augmente encore l'extension géographique déjà très grande de ce petit groupe.

Rappelons d'abord les caractères principaux de la famille, tels qu'ils résultent de l'étude de la tige, de la feuille, de la fleur et du fruit des trois genres qui la composaient jusqu'ici, puis les caractères différentiels de ces trois genres.

1. *Caractères communs aux trois genres Coule, Ochanostache et Minquart.* — Ce sont des arbres à feuilles isolées distiques, dont les jeunes pousses sont couvertes de poils roux. Les feuilles sont simples, sans stipules, pétiolées, à pétiole légèrement décurrent sur le rameau, à limbe entier, ovale allongé, atténué brusquement en pointe au sommet, penninerve à nervures latérales recourbées vers le haut et bien marquées.

(1) *Journ. de botanique*, XIII, 1899.

(2) Ph. van Tieghem, *Sur le Coula edulis* (Bulletin du Muséum, I, p. 266, 1895).

La tige a son épiderme fortement cutinisé, muni dans le jeune âge de poils pluricellulaires unisériés, ramifiés à la base en forme de bouquet, qui tombent plus tard. L'écorce, dont l'endoderme n'est pas nettement différencié, renferme çà et là des cellules à cristaux prismatiques d'oxalate de calcium, des cellules scléreuses, isolées ou par petits groupes, des tubes rameux et non cloisonnés, remplis d'un latex épais, incolore et finement granuleux, et des poches sécrétrices, pleines d'une résine brune, se colorant en bleu par l'eau de Javel. Le péricycle a de nombreux paquets de fibres, bientôt réunis en une couche scléreuse continue par la sclérose des cellules interposées. Le liber secondaire, dépourvu de fibres, renferme de nombreuses cellules à cristaux, des tubes laticifères, et aussi, plus tard, des cellules scléreuses, solitaires ou groupées. Le bois est normal, avec des rayons unisériés et de larges vaisseaux à cloisons transverses permanentes et fortement obliques. La moelle est hétérogène, formée de grandes cellules hyalines et de cellules plus étroites renfermant une matière brune ; on y voit aussi des tubes laticifères rameux et, çà et là, quelques cellules scléreuses, mais pas de poches sécrétrices.

Le périderme se développe dans l'assise sous-épidermique et son liège est hétérogène, les assises de cellules à parois minces y alternant avec des assises de cellules à membrane fortement épaissie sur les faces externe, latérales et transverses.

La feuille prend à la tige trois méristèles, dont les deux latérales quittent la stèle un peu au-dessous du nœud. Au nœud même, la méristèle médiane se trifurque d'abord et ses deux branches latérales se placent vis-à-vis de la branche médiane en tournant en dehors le bois de leur faisceau libéroligneux. Puis les deux méristèles latérales viennent occuper les intervalles entre la branche dorsale et les branches latérales, de sorte que le tout forme désormais une large méristèle unique, à face interne plane, à face externe convexe, qui passe telle quelle dans le pétiole et s'y continue jusqu'à

la base du limbe. L'épiderme, l'écorce et la méristèle du pétiole ont d'ailleurs la même structure que les parties correspondantes de la tige.

Le limbe n'a de stomates que dans l'épiderme de sa face inférieure. Son écorce a son assise supérieure palissadique, le reste formant une couche lacuneuse à cellules arrondies, dans laquelle on observe çà et là des poches sécrétrices à résine brune et, aussi, surtout au pourtour des méristèles, des tubes laticifères rameux. Les méristèles et leurs branches de divers ordres ont un arc fibreux au-dessous du liber et au-dessus du bois de leur faisceau libéroligneux.

L'inflorescence est un épi axillaire, couvert de poils roux. Chaque bractée de l'épi produit ordinairement, côte à côte, plusieurs fleurs brièvement pédicellées, formant ensemble une petite cyme. La fleur est normalement pentamère dans le calice, la corolle et l'androcée, le plus souvent trimère dans le pistil par avortement complet de deux des cinq carpelles.

Le calice est court, gamosépale à cinq dents et persistant. La corolle est épaisse, caduque et gamopétale, à la base seulement dans le Coule et l'Ochanostache, sur une plus grande longueur et campanulée dans le Minquart. L'androcée, concrescent au tube de la corolle, a tantôt vingt étamines, cinq épisépales et quinze superposées trois par trois aux pétales (Coule), tantôt quinze étamines, par avortement des cinq épisépales (Ochanostache), tantôt dix étamines seulement, cinq épisépales et cinq épipétales (Minquart). Les anthères sont courtes, basifixes, à quatre sacs qui s'ouvrent latéralement en long. Le pistil du Coule et de l'Ochanostache est formé de trois carpelles, fermés dans toute leur longueur, ne s'ouvrant que sous la base du style et concrescents en un ovaire triloculaire, surmonté d'un gros style conique à stigmate faiblement trilobé ; dans le Minquart, il y a normalement cinq carpelles, réduits souvent à quatre par avortement du cinquième, dont la loge reste visible. La paroi de l'ovaire est très épaisse, surtout dans la région inférieure

où elle offre un renflement annulaire. Les diverses feuilles florales, notamment celles qui composent le pistil, renferment dans leur écorce à la fois des tubes laticifères rameux, anastomosés çà et là en réseau, particulièrement abondants dans le renflement basilaire de l'ovaire, et des poches sécrétrices à résine noirâtre.

Chacune des loges de l'ovaire contient, attaché au sommet de l'angle interne, un ovule anatrope pendant à raphé dorsal, épinaste par conséquent. Il a deux téguments ayant l'un et l'autre cinq ou six assises de cellules, l'externe plus court, à bord aminci et largement ouvert, l'interne plus long, à bord épaissi et traversant l'exostome pour produire au dehors son étroit endostome. Le nucelle est mince et entièrement résorbé par l'endosperme à l'épanouissement de la fleur. En un mot, l'ovule est ténuinucellé, bitegminé et endopore (1).

Le fruit, à la base duquel persiste le petit calice non accrescent, et dans lequel ne se développe qu'un seul des trois ovules, est une drupe sphérique de la grosseur d'une prune dans le Coule, d'une cerise dans les Ochanostaches. Il est encore inconnu dans le Minquart (2). Dans cette drupe, l'exocarpe charnu, moins épais que l'endocarpe ligneux, renferme un grand nombre de tubes laticifères et de poches à résine, avec çà et là quelques petits nodules scléreux. L'intérieur de ce fruit n'est connu jusqu'ici, à l'état de maturité, que dans le genre Coule. Il se compose d'un volumi-

(1) M. Valeton a décrit et figuré l'ovule des Ochanostaches comme pourvu d'un seul tégument épais (*Critisch Overzicht der Olacineæ*, p. 100, fig. 7 *h* et 7 *i*, 1886). Il a certainement pris le tégument interne pour un gros nucelle, comme il est arrivé très fréquemment à beaucoup d'auteurs dans des cas analogues. Il y a là une erreur à corriger.

(2) Baillon a fait remarquer depuis longtemps que le fruit attribué à cet arbre par Aublet (*Histoire des plantes de la Guyane française*, II, *Suppl.*, p. 4, pl. CCCLXX, 1775), ne lui appartient certainement pas (*Bull. de la Soc. linnéenne de Paris*, p. 585, 1886). Aussi peut-on s'étonner que M. Engler se soit, tout récemment encore, appuyé sur la nature de ce prétendu fruit pour refuser d'admettre l'incorporation, pourtant nécessaire, du genre Minquart à la famille des Coulacées (*Nat. Pflanzenfam.*, *Nachtrag*, p. 149, 1897).

neux albumen, creusé d'une cavité axile et renfermant dans sa région supérieure un petit embryon à radicule supère (1). Cet albumen est intimement réuni à l'endocarpe par une couche subéroïde, dissociée en petites écailles composées de cellules brunâtres et écrasées. L'origine de cette couche devra être précisée par l'étude du développement. Si elle provient de la zone interne de la paroi ovarienne, partiellement digérée par l'albumen, il n'y a pas de graine, le fruit est inséminé : c'est ce que j'ai admis. Si, au contraire, il venait à être démontré qu'elle procède de la zone externe du tégument ovulaire externe, elle constituerait un tégument séminal, et le fruit devrait être regardé comme renfermant une graine soudée au péricarpe.

Quoi qu'il en soit, l'albumen a toutes ses cellules bourrées de grains d'amidon sphériques, à l'exception de son assise périphérique, qui en est dépourvue. Formée de cellules plus petites, à membrane épaissie et cutinisée sur la face externe, cette assise constitue ici une assise digestive, aussi nettement différenciée que celle des Graminées. L'albumen contient d'ailleurs aussi de la matière grasse et laisse, après écrasement, des taches, durables sur le papier. Il est donc oléo-amylacé et c'est par erreur que Baillon l'a décrit comme étant simplement charnu (2). On sait que les indigènes de l'Afrique occidentale s'en nourrissent ; son goût rappelle celui de la Châtaigne ; d'où la plante a reçu son nom spécifique de Coule comestible (*Coula edulis* Baillon).

Situé dans la région supérieure de l'albumen et complètement enveloppé par lui, l'embryon a une grosse tigelle renflée en boule, terminée en haut par une courte radicule, en bas par deux cotylédons appliqués, minces et

(1) L'existence de cette cavité axile a conduit Baillon à penser que le tissu nutritif en question est d'origine purement nucellaire, en un mot, est un périsperme (*loc. cit.*, p. 63). Pour qu'il en fût ainsi, il faudrait que cette cavité axile fût en continuité directe avec celle où est logé l'embryon, ce qui n'est pas. Ce tissu a tous les caractères d'un véritable albumen.

(2) *Adansonia*, III, p. 63 et p. 64, 1862.

étroits ; il a donc la forme d'une poire ; en un mot, il est macropode. Comme l'albumen, il est oléo-amylacé.

2. *Caractères différentiels de ces trois genres.* — Ayant ensemble tant de caractères communs, ces trois genres se trouvent être très voisins l'un de l'autre, séparés seulement par de faibles différences, qu'il faut maintenant préciser.

Le genre Coule (*Coula*) a été décrit et figuré en 1862 par Baillon, qui l'a rattaché aux Olacacées (1). L'étude que j'en ai faite en 1895 m'a conduit à le séparer des Olacacées pour en faire le type de la famille qui est l'objet du travail actuel (2). La corolle y est faiblement gamopétale, ce qui explique que Baillon y ait cru les pétales libres et les étamines indépendantes des pétales. L'androcée compte vingt étamines, concrescentes à la base avec le tube de la corolle, cinq épisépales et quinze disposées trois par trois devant chaque pétale. Le pistil n'a que trois carpelles, formant un ovaire triloculaire.

On n'en connaît qu'une espèce, le Coule comestible (*Coula edulis* Baillon), qui croît au Gabon ou Congo français, dont les indigènes le nomment *n'coula*, et aussi, d'après M. Engler, au Kameroun, où on l'appelle *n'gouma*.

Le genre Ochanostache (*Ochanostachys*) a été établi en 1872 par M. Masters, qui l'a classé dans les Olacacées (3). Il a été constitué de nouveau en 1883 par M. Beccari, sous le nom de *Petalinia* (4), puis étudié plus complètement, en 1886, par M. Valeton, qui y a constaté notamment l'existence de tubes laticifères et de poches à résine (5). L'examen de l'échantillon de son herbier, que M. Beccari a mis obligeamment à ma disposition, m'a conduit, en 1897, à retirer

(1) Baillon, *Deuxième Mémoire sur les Loranthacées* (Adansonia, III, p. 61, pl. III, 1862).

(2) Ph. van Tieghem, *Sur le Coula edulis* (Bulletin du Muséum, I, p. 266, 1895).

(3) Dans Hooker, *Flora of British India*, I, p. 576, 1872.

(4) Beccari, *Malesia*, I, p. 257, 1883.

(5) Valeton, *Critisch Overzicht der Olacineæ*, p. 100, 1886.

ce genre des Olacacées pour le classer tout à côté du Coule, dans la famille des Coulacées (1). La corolle y est faiblement gamopétale, ce qui explique que les pétales aient pu y être décrits comme libres par les trois auteurs précédents. L'androcée a quinze étamines, superposées trois par trois aux pétales; les cinq étamines épisépales du Coule font ici défaut. Le pistil n'a que trois carpelles, concrescents en un ovaire triloculaire.

Ce genre comprend deux espèces, savoir : l'O. amentacé (*O. amentacea* Masters), de Malacca et de Bornéo, et l'O. de Banca (*O. bancana* Beccari), de Sumatra, Banca et Lienga, où les indigènes le nomment *petaling*.

Le genre Minquart (*Minquartia*) a été fondé dès 1775 par Aublet, qui n'en a pas vu les fleurs et lui a attribué un fruit qui ne lui appartient pas (2). Il a été constitué à nouveau en 1862, sous le nom de *Secretania*, par Müller, qui l'a classé dans les Euphorbiacées de la tribu des Phyllanthées (3). C'est encore sous ce nom et à cette place qu'il figure en 1890 dans le grand ouvrage de M. Engler (4). Pourtant Baillon en avait, dès 1886, mieux compris les caractères et mieux apprécié les affinités lorsqu'il l'avait rattaché aux Olacacées, en le regardant comme voisin des Heistéries (*Heisteria*) (5). En l'étudiant à mon tour en 1896, j'ai montré qu'il doit être certainement retiré des Olacacées et rangé à côté du Coule, dans la famille des Coulacées (6).

La corolle y est fortement gamopétale et campanulée; aussi est-il difficile de comprendre comment Baillon a voulu y voir une corolle dialypétale. L'androcée, longue-

(1) Ph. van Tieghem, *Sur les Phanérogames sans graines formant la division des Inséminées* (Bull. de la Soc. bot., 26 février 1897, XXXIV, p. 125).

(2) Aublet, *Histoire des plantes de la Guyane française*, II, *Suppl.*, p. 4, pl. CCCLXX, 1775.

(3) A.-P. de Candolle, *Prodromus*, XV, p. 2, p. 227, 1862.

(4) Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, III, 5, p. 27, 1890.

(5) Baillon, *La place du Minquartia d'Aublet* (Bull. de la Soc. linnéenne de Paris, p. 585, 1886).

(6) Ph. van Tieghem, *Sur les Phanérogames à ovule sans nucelle formant le groupe des Innucellées ou Santalinées* (Bull. de la Soc. bot., 27 novembre 1896, XXXIII, p. 564).

ment concrescent au tube de la corolle, n'a que dix étamines, cinq épisépales et cinq épipétales; ce sont les dix étamines superposées par paires aux flancs des pétales qui avortent ici. On verra tout à l'heure par quelle sorte d'erreur Baillon a pu assigner à ce genre quinze étamines, cinq épisépales et dix superposées par paires aux pétales. Le pistil a normalement cinq carpelles concrescents en un ovaire à cinq loges, souvent réduit à quatre par avortement d'une loge, dont on retrouve cependant la trace. L'ovule offre sur la face externe du funicule, au niveau du hile, une petite protubérance en forme de corne.

La feuille renferme dans son écorce des sclérites à membrane lignifiée, dont le point de départ est l'arc fibreux supraligneux des méristèles et dont quelques-unes traversent l'assise palissadique et viennent ramper sous l'épiderme, sclérites qui font défaut dans le Coule et l'Ochanostache. Enfin, ce genre est encore remarquable par ce que le tronc âgé y offre de nombreuses et profondes excavations, tapissées par l'écorce, qui, parfois même, le traversent de part en part; cette singulière conformation n'a pas été observée dans les deux autres genres.

Il ne comprend jusqu'ici qu'une seule espèce, le Minquart de la Guyane (*Minquartia guianensis* Aublet = *Secretania loranthoidea* Müller), qui croît à la Guyane française (Karouany, Maroni, île Portal), où les indigènes le nomment *Mincoa*.

3. *Sur le genre Enduse, considéré comme membre nouveau de la famille des Coulacées.* — Reconnu dès 1851 par Miers, qui n'a fait que le nommer parmi les autres genres dont il composait sa famille des Olacacées (1), le genre Enduse (*Endusa*) a été relégué parmi les genres douteux, à la suite des Olacacées, par MM. Bentham et Hooker, en 1862, principalement à cause de sa corolle gamopétale et de son

(1) Miers, *Observations on the affinities of the Olacaceæ* (Ann. nat. hist., 2e série, VIII, p. 172, 1851).

ovaire complètement quadriloculaire (1). En 1886, M. Radlkofer, qui l'a maintenu pourtant dans les Olacacées, en a donné une description générique exacte et complète, suivie d'une description spécifique de la plante récoltée au Pérou (Chicoplaya) par Pavon, qu'il a nommée E. ponctué (*E. punctata* Radl.) (2). M. Engler n'en a pas moins considéré, en 1897, ce genre comme encore insuffisamment connu, bien qu'appartenant probablement aux Olacacées (3).

J'ai pu récemment, grâce à l'obligeance de M. Autran, étudier à mon tour la plante de Pavon, conservée actuellement dans l'Herbier Boissier, et je me suis assuré qu'elle possède, dans toutes ses parties, tous les caractères de forme et de structure décrits plus haut comme appartenant en commun aux trois genres Coule, Ochanostache et Minquart. Elle offre notamment dans ses divers membres, comme l'a signalé M. Radlkofer, à la fois ces tubes laticifères non cloisonnés, anastomosés çà et là en réseau, et ces poches sécrétrices à résine brune, dont la coexistence caractérise d'une manière si frappante ces trois genres, comme il a été dit plus haut. L'inflorescence, la conformation de la fleur, la structure du pistil et celle des ovules sont aussi de tout point semblables. Le fruit en est encore inconnu. Il est donc bien certain que ce genre doit être retiré des Olacacées et classé, à côté des trois précédents, dans la famille des Coulacées.

Il ne diffère même de ces trois genres que très peu, à peu près autant que ceux-ci diffèrent entre eux.

D'abord, l'écorce de la feuille renferme des sclérites à membrane lignifiée, dont bon nombre traversent verticalement la couche palissadique pour venir s'appuyer et même ramper sous l'épiderme; de là une ressemblance avec le Minquart, où les sclérites sont pourtant moins développées

(1) Bentham et Hooker, *Genera*, I, p. 345, 1862.
(2) Radlkofer, *Neue Beobachtungen über Pflanzen mit durchsichtig punktirte Blätter* (Sitzungsber. der Akad. der Wiss. zu München, XVI, p. 311, 1886).
(3) Engler, *Nat. Pflanzenfam.*, *Nachtrag*, p. 149, 1897.

qu'ici. La corolle y est fortement gamopétale et les étamines y sont longuement concrescentes au tube de la corolle, comme dans le Minquart. Comme dans ce genre aussi, les étamines sont au nombre de dix, cinq episépales et cinq épipétales. Enfin l'ovaire est, ici aussi, normalement à cinq loges, se réduisant souvent à quatre, il est vrai, par avortement de la cinquième dont on retrouve pourtant la trace. L'ovaire devient uniloculaire tout en haut, au-dessus de l'insertion des ovules, sous la base du style, et le sommet du placente s'y termine en un cône, contre lequel vient s'appliquer un bouchon cylindrique de tissu conducteur qui descend de la base du style. En outre, l'ovule est dépourvu de la protubérance dorsale qu'il possède dans le Minquart.

Cette légère différence dans la structure du pistil et de l'ovule, même jointe à quelques autres d'aussi faible importance dans le détail desquelles on ne saurait entrer ici, suffit-elle à justifier la séparation générique de la plante du Pérou et de celle de la Guyane? Il faut convenir, en tout cas, que ces deux genres sont extrêmement voisins. Le genre Enduse n'a d'ailleurs aussi qu'une seule espèce : l'E. ponctué (*Endusa punctata* Radl.).

4. *Sur le genre nouveau Eganthe, de la famille des Coulacées.* — Pœppig a récolté au Brésil occidental, sur la rive gauche de l'Amazone, à Ega (Teffé), et distribué sous le n° 2880, une plante que Baillon a identifiée à tort, en 1886, au Minquart de la Guyane (1). Elle lui ressemble, en effet, mais elle ressemble tout autant à l'Enduse du Pérou, et elle diffère de ces deux genres à la fois par des caractères qui suffisent à définir un genre nouveau, que je nommerai Eganthe (*Eganthus*), d'après son lieu d'origine ; l'espèce sera l'Eganthe de Pœppig (*Eganthus Pœppigii*).

On y retrouve d'abord, dans la forme et dans la structure, tous les caractères possédés en commun par les quatre genres précédents, notamment la présence simultanée d'un

(1) Baillon, *loc. cit.*

système de tubes rameux à latex incolore et d'un système de poches sécrétrices à résine noirâtre, et aussi la conformation si remarquable du pistil et des ovules. C'est donc bien une Coulacée.

La feuille n'offre pas dans son écorce les sclérites que l'on rencontre, plus ou moins développées, dans le Minquart et dans l'Enduse. La corolle est fortement gamopétale et l'androcée est concrescent au tube de la corolle. Il y a quinze étamines, cinq épisépales et dix superposées par paires aux pétales ; ce sont donc ici les épipétales médianes qui avortent, tandis que dans l'Ochanostache c'étaient les épisépales, et que dans le Minquart et l'Enduse c'étaient les épipétales latérales. C'est sans doute pour avoir étudié l'androcée dans cette plante, qu'il lui croyait identique, que Baillon a attribué au Minquart quinze étamines, comme il a été dit plus haut.

Le pistil n'a que trois carpelles, par avortement des deux autres, comme dans le Coule et l'Ochanostache. Le fruit en est inconnu.

Ainsi caractérisé, le genre Eganthe ressemble beaucoup plus à l'Ochanostache qu'à l'un ou l'autre des deux genres américains dont il sépare les aires géographiques.

5. *Constitution actuelle de la famille des Coulacées et affinités de cette famille.* — La famille des Coulacées comprend donc actuellement cinq genres, tous très voisins l'un de l'autre, les deux plus voisins, puisqu'ils ont même androcée et même pistil, étant le Minquart de la Guyane et l'Enduse du Pérou, les autres se distinguant facilement par la conformation de l'androcée, comme le montre le tableau suivant :

COULACÉES. Ovaire	à 3 loges,	20 étamines		*Coula.*
		15 étamines	toutes épipétales.	*Ochanostachys.*
			dont 5 épisépales.	*Eganthus.*
	à 4-5 loges. 10 étamines. Ovule	à protubérance dorsale		*Minquartia.*
		sans protubérance dorsale		*Endusa.*

Très homogène, comme on voit, ce petit groupe a pour-

tant une aire géographique très étendue, puisqu'elle comprend la Malaisie et la presqu'île malaise, l'Afrique occidentale, la Guyane, le Brésil et le Pérou.

Si l'on cherche maintenant à préciser les affinités de cette famille, on voit que c'est à côté des Heistériacées qu'elle doit prendre place. Elle possède, en effet, un système de tubes laticifères semblable à celui qui est bien connu chez les Heistériacées. La corolle y est gamopétale, comme chez les Heistériacées. Le pistil a aussi la même conformation et les ovules la même structure que chez ces plantes. Enfin, le fruit, pour autant qu'il est connu, y est également une drupe inséminée.

Il y a cependant entre ces deux familles des différences, qui suffisent à les maintenir distinctes. Les Heistériacées ne possèdent pas les poches sécrétrices à résine brune des Coulacées. Le calice y est plus ou moins accrescent autour du fruit et, dans ce dernier, l'albumen est exclusivement oléagineux, au lieu d'être oléo-amylacé, comme chez les Coulacées.

Il n'en reste pas moins que ces deux familles doivent être placées l'une à côté de l'autre dans le groupe des Inséminées ténuinucellées bitegminées à corolle gamopétale qui constitue l'alliance des Heistériales.

Remarquons, en terminant, que la coexistence de deux appareils sécréteurs aussi différents que le sont les tubes laticifères rameux à suc incolore et les poches sécrétrices schizogènes à résine brune, telle qu'on la rencontre chez les Coulacées, est un caractère très rare et qui ne se retrouve peut-être nulle part ailleurs chez les Dicotylédones. On observe bien quelquefois ces deux appareils dans la même famille, mais ils s'y remplacent, se suppléent l'un l'autre, de tribu à tribu, sans coexister. Ainsi, par exemple, chez les Composées, les Liguliflores ont des réseaux laticifères, pas de canaux sécréteurs oléifères, tandis que les Radiées ont des canaux sécréteurs oléifères, pas de réseaux laticifères. A mon sens, c'est là surtout ce qui donne aux Coulacées un grand intérêt au point de vue de la Science générale.

SUR LES GENRES ACTINIDIE ET SAURAVIE

CONSIDÉRÉS COMME TYPES D'UNE FAMILLE NOUVELLLE, LES ACTINIDIACÉES

Par M. Ph. VAN TIEGHEM.

Les affinités des Actinidies (*Actinidia* Lindley) et des Sauravies (*Saurauia* Willdenow), ainsi que la place qu'il convient de leur attribuer dans la Classification des Dicotylédones, ne sont pas encore définitivement fixées. Ces deux genres sont, en effet, tantôt séparés dans des familles distinctes, le premier parmi les Dilléniacées, le second parmi les Ternstrœmiacées, nommées aujourd'hui Théacées (Endlicher, 1840; Baillon, 1867 et 1873), tantôt réunis côte à côte dans la même famille, soit chez les Dilléniacées (Engler et Gilg, 1895), soit chez les Théacées (Bentham et Hooker, 1863; Solereder, 1898).

En introduisant dans la question un caractère nouveau, l'étude de la structure de l'ovule vient apporter au problème une solution précise et inattendue. Elle montre, en effet, que, si ces deux genres se ressemblent entre eux sous ce rapport, ils diffèrent trop profondément à la fois des Dilléniacées et des Théacées pour pouvoir être maintenus dans l'une ou l'autre de ces deux familles. Ils doivent donc constituer ensemble une famille autonome, et cette famille nouvelle doit prendre place dans la Classification assez loin des deux précédentes.

1. *Sur le genre Actinidie.* — Fondé en 1836 par Lindley, le genre Actinidie comprend actuellement une douzaine d'espèces, croissant dans l'Inde, en Chine et au Japon. Ce sont

des arbustes à tige ordinairement volubile, à feuilles isolées, simples et sans stipules, pétiolées, à limbe penninerve entier ou denté.

Ressemblant aux Dilléniacées par l'abondance des cellules à raphides qui sont disséminées dans toutes les parties du corps, ces plantes en diffèrent déjà nettement, comme on sait, par leurs anthères dorsifixes et oscillantes, par leurs carpelles nombreux et concrescents jusqu'à la base des styles en un ovaire multiloculaire, enfin par leur grand embryon. La différence devient beaucoup plus profonde encore si l'on considère la structure des ovules, ce qui n'a pas été fait jusqu'ici.

Dans le pistil dialycarpelle des Dilléniacées, les ovules anatrope sont un gros nucelle persistant, recouvert de deux téguments, tantôt également épais, comptant quatre à six assises chacun (*Delima*, *Tetracera*, etc.), tantôt d'inégale épaisseur, l'externe plus mince n'ayant que deux (*Hibbertia*) ou trois assises (*Candollea*), tandis que l'interne en a trois ou quatre (*Hibbertia*, etc.) et jusqu'à six (*Candollea*). En un mot, l'ovule de ces plantes est crassinucellé bitegminé.

Dans le pistil gamocarpelle des Théacées, les ovules anatropes ont un nucelle mince et transitoire, ayant disparu autour de l'endosperme au moment de l'épanouissement, enveloppé de deux téguments épais, dont l'interne traverse l'exostome sans le dépasser notablement. En un mot, l'ovule de ces plantes est ténuinucellé bitegminé.

Dans le pistil des Actinidies, qui est gamocarpelle comme celui des Théacées, les ovules, insérés en une seule série à l'angle interne de chaque loge, sont anatropes horizontaux. Ils n'ont qu'un seul tégument très épais, dont l'épiderme interne, formé de cellules courtes et allongées radialement, est nettement différencié. Très mince dans le jeune âge, où il est réduit à une seule file de cellules enveloppée par l'épiderme, le nucelle est entièrement résorbé par l'endosperme bien avant la formation de l'œuf. En un mot, l'ovule de ces plantes est ténuinucellé unitegminé.

Par la structure de leur ovule, les Actinidies diffèrent donc profondément à la fois des Dilléniacées et des Théacées et doivent être séparées de ces deux familles.

2. *Sur le genre Sauravie.* — Créé en 1801 par Wildenow, le genre Sauravie comprend aujourd'hui une soixantaine d'espèces croissant dans les régions tropicales de l'Asie et de l'Amérique. Ce sont des arbres ou des arbustes à feuilles isolées, simples et sans stipules, pétiolées, à limbe ovale penninerve souvent denté.

Comme les Actinidies, ces plantes ont dans toutes les parties du corps de nombreuses cellules à raphides; comme les Actididies aussi, elles ont les anthères dorsifixes et oscillantes, les carpelles concrescents jusqu'à la base des styles et un grand embryon. La ressemblance apparaît plus frappante encore si l'on étudie la structure des ovules.

Insérés en grand nombre sur un placente saillant à l'angle interne de chaque loge de l'ovaire, les ovules des Sauravies sont anatropes. Ils ont un seul tégument épais, dont l'épiderme interne, formé de cellules courtes et allongées radialement, est nettement différencié. Ce tégument recouvre un nucelle mince et transitoire, qui a complètement disparu autour de l'endosperme dès avant la formation de l'œuf. En un mot, l'ovule de ces plantes est ténuinucellé unitegminé.

Par cette structure de l'ovule, les Sauravies s'éloignent, tout autant que les Actinidies, des Dilléniacées et des Théacées et, comme elles, ne peuvent plus désormais être classées ni dans l'une ni dans l'autre de ces deux familles.

Conclusion. — Les genres Actinidie et Sauravie ayant en commun, outre la présence de raphides, les étamines à anthères oscillantes. les carpelles concrescents en un pistil gamocarpelle, et surtout la remarquable conformation de l'ovule, qui est ténuinucellé unitegminé, doivent être séparés désormais des Dilléniacées et des Théacées, et réunis dans une même famille, qu'on nommera les *Actinidiacées*.

Cette famille prendra place dans l'ordre des Ténuinucellées unitegminées, tandis que les Dilléniacées font partie de l'ordre des Crassinucellées bitegminées et les Théacées de l'ordre des Ténuinucellées bitegminées.

INFLUENCE DES DIFFÉRENTES RADIATIONS LUMINEUSES

SUR

LA FORME ET LA STRUCTURE DES PLANTES

Par M. E. TEODORESCO.

INTRODUCTION

Parmi les facteurs qui agissent le plus sur les plantes, la lumière est, sans contredit, l'un des plus importants. Les rayons lumineux pénètrent, en effet, dans l'intérieur du corps des végétaux à des profondeurs variables avec leur intensité et leur réfrangibilité; là, leur énergie est employée à l'accomplissement des divers phénomènes physiques et chimiques. On comprend donc que l'influence de la lumière ait été l'objet de l'attention de nombreux botanistes.

Les premières recherches qui ont été faites à ce point de vue sont d'ordre à peu près exclusivement physiologique. Ce n'est qu'un peu plus tard, quand on se fut rendu compte de l'importance qu'avait l'influence du milieu sur la structure des végétaux, que l'on songea à déterminer dans quelle mesure les radiations lumineuses étaient susceptibles de produire des modifications anatomiques dans le corps des organismes végétaux. D'autre part, les anatomistes et les physiologistes étudièrent, comme il était naturel, l'influence de la lumière blanche, telle qu'elle nous vient du soleil ou d'une source artificielle. Mais ce n'était là qu'une partie de la question : la lumière blanche est, en effet, formée par la réunion de rayons lumineux de différentes couleurs, qu'il est

facile d'isoler par divers procédés, l'emploi d'un prisme par exemple.

Partant de cette considération, les botanistes songèrent à comparer l'action de chaque rayon, pris isolément, à celle de la lumière totale. Là, encore, les premières recherches ont été faites par des physiologistes, et jusqu'à présent ce sont à peu près les seules qui nous aient fourni des résultats importants.

A ma connaissance, en effet, aucun auteur n'a étudié, d'une manière suivie, l'influence des radiations des différentes réfrangibilités sur la forme et surtout sur la structure des divers organes de la plante. Cette question a été négligée, et, cependant, analyser le phénomène de l'influence de la lumière sur la structure est, je crois, au moins tout aussi important qu'analyser le phénomène de la production de la chlorophylle, de l'assimilation de l'acide carbonique, de la transpiration, etc., sous l'influence du même agent.

Il est bien évident que, connaissant l'action des différentes radiations sur la décomposition de l'acide carbonique, on ne peut pas en déduire que les changements de structure doivent varier dans le même sens, et cela pour plusieurs motifs.

Dans son classique *Manuel de Botanique*, Sachs (1) résume, comme il suit, le rôle des différentes radiations sur les phénomènes qui se passent dans la plante : « Tous les phénomènes chimiques, tous ceux au moins qui dépendent de la lumière, sont provoqués exclusivement ou principalement par des radiations de faible ou de moyenne réfrangibilité, c'est-à-dire par des radiations que notre œil voit rouges, orangées, jaunes ou vertes ; il en est ainsi de la production de la chlorophylle, de la décomposition de l'acide carbonique, de la formation de l'amidon, de la production des sucres, des substances grasses, etc. Au contraire, les radiations fortement réfrangibles, les unes visibles, comme les bleues et les violettes, les autres invisibles, comme les

(1) Sachs, *Lehrbuch der Botanik*, 4e Auflage, 1874.

radiations ultraviolettes, déterminent exclusivement ou principalement des changements mécaniques, tous ceux au moins qui dépendent de la lumière : ce sont, en effet, ces radiations qui modifient la vitesse de la croissance, qui influent sur les mouvements du protoplasma, qui impriment aux mouvements des zoospores une direction déterminée, qui modifient enfin la tension des tissus dans les organes moteurs de beaucoup de feuilles et qui changent, par conséquent, la situation de ces feuilles. »

Les recherches qui ont été faites depuis sont venues modifier en partie, d'autre part compléter les énoncés de Sachs. C'est ainsi que, dans le spectre visible, le maximum de la formation de la chlorophylle correspond à peu près au minimum de l'énergie assimilatrice et *vice versa*. L'assimilation des substances minérales est variable avec la nature des radiations ; ainsi, de nouvelles recherches semblent démontrer qu'il n'y a pas assimilation de l'azote nitrique par les feuilles vertes placées derrière une solution de bichromate de potassium ou de sulfate de quinine; mais cette assimilation est très active sous une solution de sulfate de cuivre ammoniacal ou sous l'eau. Avec les feuilles blanches de la même espèce de plante, il n'y a qu'une assimilation minime et peut-être nulle de l'azote ammoniacal à travers les solutions de bichromate de potassium ou derrière une solution de sulfate de quinine, tandis qu'à travers l'eau il s'en produit une considérable. L'assimilation de l'ammoniaque et des nitrates est donc stimulée par les rayons ultraviolets. Or, étant donnée l'importance de l'azote dans la synthèse des substances albuminoïdes, et l'influence qu'exercent les radiations sur l'assimilation de ce corps, il est à présumer que cette action retentira sur la structure des plantes exposées à des radiations différentes.

D'autre part, ainsi que nous allons le voir dans l'aperçu historique, la production de substance organique paraît varier également avec la nature des radiations; c'est ainsi qu'on prétend que la plus grande partie des substances

organiques se forme, par ordre d'importance décroissante, dans le jaune, le rouge et le bleu.

On voit, en résumé, que toutes les radiations n'agissent pas dans le même sens, les unes accélèrent un phénomène et en diminuent un autre, tandis que les radiations voisines font précisément l'inverse, etc. Le simple raisonnement ne suffit donc pas à faire deviner comment chaque radiation modifie la structure anatomique des plantes, et des recherches spéciales n'ont pas encore été faites pour résoudre cette question.

Le présent travail a pour but d'essayer de combler cette lacune.

Dans ce qui suit, je donnerai d'abord un *aperçu historique* des principales recherches relatives à l'action des diverses radiations sur la morphologie générale des végétaux. J'exposerai ensuite les résultats de mes propres *expériences*; je terminerai en énonçant les *conclusions* générales et en m'efforçant de les interpréter.

APERÇU HISTORIQUE

Mon intention n'est pas de passer en revue toutes les recherches qui ont été faites jusqu'à présent concernant l'influence des radiations de différentes réfrangibilités sur les plantes. Je laisserai de côté tout ce qui a trait à la physiologie proprement dite, et surtout les phénomènes photochlorophylliens, la respiration et la transpiration, qui ne touchent qu'indirectement à mes recherches; je résumerai seulement les travaux qui s'occupent du développement des plantes, de leur forme et de leur structure, ainsi que des différentes substances qui se forment dans les cellules.

I. — Germination.

Pfeffer (1), qui a fait des expériences sur les propagules de *Marchantia polymorpha*, Leitgeb (2) sur les spores des Hépatiques (*Duvalia*, *Preissia*), Borodine (3) sur les spores des Cryptogames vasculaires, de *Polytrichum commune* et les propagules de *Marchantia polymorpha*, étaient unanimes à admettre que la lumière est indispensable à la germination. Mais dernièrement Forest Heald (4) a trouvé que les spores des Mousses et des Hépatiques ne germent qu'à la lumière si elles n'ont à leur disposition que des substances minérales ; mais si les solutions nutritives contiennent des substances organiques (sucre, peptone), les spores peuvent germer aussi à l'obscurité. D'après le même auteur, les spores des Équisétacées germent à l'obscurité, même si elles sont semées dans des solutions minérales. Il en est de même des spores des Fougères, pourvu que la température soit assez élevée (32°).

D'après Peyritch et Wiesner (5), les graines de *Viscum album* ne germent pas à l'obscurité.

Quant aux graines des autres Phanérogames, il semble qu'en général leur germination est indépendante de la lumière. Mais il faut bien dire que les résultats obtenus par les différents expérimentateurs sont contradictoires. C'est ainsi que les anciennes recherches de A. von Humboldt (6), Senebier (7), Ingen-Houss (8), Hunt (9), etc., avaient donné

(1) Pfeffer, *Studien ueber die Symmetrie*, etc. (Arbeiten d. bot. Inst. zu Würzburg, Bd I, p. 93).

(2) Leitgeb, *Die Keimung der Lebermoossporen* (Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, I, 1876).

(3) Borodine, *Bull. de l'Acad. de Saint-Pétersbourg*, 1868, XIII, p. 432.

(4) Forest Heald, *Condition for the Germination of the spores*, etc. (Botanical Gazette, XXVI, 1898).

(5) Wiesner, *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche*, I Theil, 1878, p. 42.

(6) A. von Humbold, *Aphorismen* (Deutsch von Fischer, 1794).

(7) Senebier, *Physiologie végétale*, t. III, p. 396.

(8) Ingen-Houss, *Versuche mit Pflanzen*, Bd II, 1788, p. 25.

(9) Hunt, *Untersuch. ueber d. Einfluss d. Sonnenstrahlen auf d. Wachstum d. Pflanzen* (Botanische Zeitung, 1851, p. 304).

comme résultat que les graines germent plus vite à l'obscurité.

Th. de Saussure (1), au contraire, croit pouvoir conclure de ses expériences que rien ne démontre que la lumière ait, abstraction faite de la chaleur qui l'accompagne, une influence nuisible sur la germination. Depuis de Saussure, un assez grand nombre d'auteurs se sont occupés de l'influence de la lumière sur la germination; mais je ne mentionnerai que les travaux les plus récents.

C'est ainsi que Stebler (2) avait prétendu que l'obscurité retarde considérablement la germination des différentes Graminées; pour le *Poa nemoralis*, par exemple, la proportion des graines ayant germé à l'obscurité a été de 3 p. 100, tandis qu'à la lumière ce nombre s'élevait à 62 p. 100.

Mais Nobbe (3), qui a repris les expériences de Stebler, a trouvé, contrairement à l'opinion de ce dernier auteur, que les graines de Graminées germent plus vite, plus uniformément et mieux à l'obscurité qu'à la lumière.

Adrianowsky (4) arrive, pour d'autres plantes, aux mêmes résultats que Nobbe. D'après lui, les graines qui germent en un jour présentent une différence souvent très grande en faveur de l'obscurité. Ainsi, par exemple, le rapport des graines germées à la lumière et à l'obscurité a été, pour le *Cannabis sativa* 9 : 12, pour le *Brassica Napus* 17 : 62, pour le *Holcus lanatus* 24 : 53, etc. Quand la germination dure plusieurs jours, on observe le même fait pendant toute la durée de la germination. Seules les graines qui germent très vite, comme par exemple celles du *Spergula arvensis*, émettent leur radicule en même temps à la lumière et à l'obscurité; cependant, à une basse température, la germination a lieu, même dans ce dernier cas, plus rapidement à l'obscurité.

(1) Th. de Saussure, *Recherches chimiques sur la végétation*, 1804, p. 24.

(2) Stebler, *Botan. Centralblatt*, Bd VI, 1881, p. 157.

(3) Nobbe, *Uebt das Licht einen vortheilhaften Einfluss auf die Keimung der Grassamen?* (Landw. Versuchsstationen, Bd XXVII, 1882, p. 347).

(4) Adrianowsky, *Wirkung des Lichtes auf die Keimung*, résumé dans le *Bot. Centralbl.*, 1884, n° 29, p. 73.

L'influence des radiations de différentes réfrangibilités sur la germination des graines a été l'objet des recherches de nombreux botanistes.

Senebier a obtenu des résultats qui ont été controuvés par Zantedeski (1). Dans les expériences de Senebier, la rapidité de la germination va en croissant du violet au rouge; dans les observations de Zantedeski, elle croît, pour les graines de l'*Iberis amara*, du rouge au jaune. De même, le développement de la pousse des bulbes de l'*Oxalis multiflora*, croît du rouge au jaune et au violet.

Les résultats obtenus par d'autres auteurs anciens, comme Morren (2), Pieper (3), Hunt (4), sont tout aussi contradictoires.

Faivre (5) a trouvé que les graines, placées dans la lumière jaune, obtenue par une solution de bichromate de potassium, développent leur chlorophylle plus rapidement que dans la lumière bleue, obtenue par l'oxyde de cuivre ammoniacal, et il prétend déduire de ce fait que la période de germination a été plus courte dans le premier cas que dans le second.

Dans le travail d'Adrianowsky (6) cité plus haut, on trouve, comme moyenne de vingt expériences, les résultats suivants :

	Lumière blanche.	Obscurité.	Violet.	Bleu.	Vert.	Orangé.	Rouge.
Graines germées.	35 °/₀	58 °/₀	56 °/₀	49 °/₀	29 °/₀	48 °/₀	47 °/₀

Par conséquent, les graines germeraient plus vite derrière les verres colorés que derrière le verre incolore, mais moins vite que dans l'obscurité; dans la moitié la plus réfran-

(1) Zantedeski, *De l'influence qu'exercent sur la végétation des plantes et la germination des graines les rayons solaires transmis à travers des verres colorés* (C. R. de l'Acad. des Sc., t. XVII).

(2) Morren, *Sur l'influence des rayons colorés sur la germination* (Ann. des Sc. nat., 1832).

(3) Cité par Fleischer, *Beiträge zur Lehre von dem Keimen der Samen der Gewächse*, 1851.

(4) Cité par Fleischer, *loc. cit.*

(5) Faivre, *C. R. de l'Acad. des Sc.*, 24 février 1879.

(6) Adrianowsky, *loc. cit.*

gible du spectre, les graines germent un peu plus vite que dans la moitié la moins réfrangible, et surtout que dans le vert, dont l'influence retardatrice est plus grande que celle de la lumière blanche.

Enfin M. Flammarion (1) assure que pour « les semis qui ont été faits en mai, les plantes avaient germé en même temps dans les différentes serres en verres colorés, tandis que pour les semis faits à l'automne et au commencement du printemps, les différences de température, observées dans les serres, avaient fait varier l'époque de la germination. C'est ainsi que le Ray-grass, semé le 13 novembre, a germé à des époques différentes : dans la serre blanche le 5 décembre, dans la serre rouge le 7, dans la serre verte le 8, et dans la serre bleue le 15 ».

Quant à la germination des spores des Mousses, Forest Heald (2) a montré que les radiations les moins réfrangibles sont les plus actives ; dans la lumière bleue, les spores développent un peu de chlorophylle, mais elles ne germent pas.

II. — Croissance.

A. *Tige.* — Je n'insisterai pas sur le fait bien connu que la lumière a une action retardatrice sur la croissance ; je citerai cependant une exception à cette règle générale, celle du *Viscum album*, signalée par Peyritch et Wiesner (3). Non seulement l'obscurité, mais encore une lumière faible, dont l'intensité est égale à 10,8 bougies normales, empêche totalement la croissance de l'axe hypocotylé de cette plante.

En ce qui concerne l'influence des différentes radiations sur la croissance de la tige, les plus anciennes recherches paraissent être dues à Senebier (4). Il s'est servi de cloches

(1) C. Flammarion, *Rapport sur la station climatologique agricole de Juvisy* (Bull. du Minist. de l'Agricult., 1896, n° 2, p. 276).

(2) Forest Heald, *loc. cit.*

(3) Wiesner, *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche*, I Theil, 1878, p. 43.

(4) Senebier, *Mémoires physico-chimiques*, t. II, 1792, p. 55 et suiv.

à double paroi, dont il a imaginé pour la première fois la construction (« bouteilles dont le fond est repoussé dans le ventre »), et qu'il remplissait de diverses solutions colorées, Il a observé que les Laitues les plus grandes ont été celles qui ont été exposées aux radiations jaunes, ensuite celles qui ont reçu les radiations violettes, puis celles qui ont été éclairées par les radiations rouges ; nous verrons que les résultats de Senebier ont été confirmés, à une seule exception près, par les recherches récentes et plus exactes de Wiesner.

D'après les expériences de Zantedeschi (1), qui s'est servi de verres colorés, la croissance de la tige de l'*Oxalis multiflora* est retardée plus dans le rouge que dans le violet et dans le jaune moins que dans le violet. Pour l'*Echinocactus*, l'ordre du retard est le suivant : violet, jaune, rouge.

Il est à noter que les auteurs précédents se sont servis de verres ou de solutions colorées, sans prendre soin de les analyser au spectroscope. Sachs (2) a mis de la précision dans la méthode, en faisant cet examen préalable, qui seul peut fournir des données certaines sur la nature des radiations auxquelles sont soumises les plantes en expérience. Il a constaté que les tiges du *Linum usitatissimum* et du *Sinapis alba*, après leur levée à la surface du sol, se développent plus vite dans la moitié la moins réfrangible du spectre (solution de bichromate de potassium), que dans la moitié la plus réfrangible (solution de sulfate de cuivre ammoniacal) ; dans le dernier cas, les cotylédons mettent 4 à 5 jours de plus que dans le jaune pour bien s'étaler, et leur surface est de 2 à 3 fois plus petite que dans le jaune, et en même temps plus petite qu'à la lumière blanche. Sachs compare l'action de la lumière jaune à celle de la lumière totale faible, et l'action de la lumière bleue à celle de la lumière blanche très faible.

Adolph Mayer (3) cultivait des plantes dans des boîtes

(1) Zantedeschi, *loc. cit.*

(2) Sachs, *Wirkungen farbigen Lichtes auf Pflanzen* (Bot. Zeitung, 1864).

(3) Adolph Meyer, *Production von organischer Substanz*, etc. (Landwirth. Versuchsstationen, Bd IX, 1867, p. 136).

pyramidales de deux sortes : les unes avaient leurs parois formées par des verres colorés en jaune par l'oxyde de fer, les autres à parois formées par des verres incolores sur lesquels il avait collé des bandes de papier noir, éloignées les unes des autres de manière que dans les deux sortes de boîtes l'intensité de la lumière fût la même. Il a noté que la tige du *Vicia* avait la même longueur dans les deux boîtes, tandis que celle du *Pisum* était un peu plus longue dans la lumière jaune.

Paul Bert (1) a expérimenté d'abord sur de jeunes plants de *Mimosa pudica*, et ensuite sur 25 espèces de diverses Phanérogames ou Cryptogames. Tous les résultats qu'il a obtenus sont concordants, à savoir que les plantes les plus allongées sont celles qui ont poussé à la lumière blanche. Après elles viennent, en ordre décroissant, les plantes de la lumière rouge, puis celles de la lumière jaune ; il ajoute que dans les lumières bleue et violette, les tiges ne se sont pas allongées du tout.

Selon Rudolph Weber (2), après la lumière blanche, ce sont les rayons verts qui retardent le plus la croissance des tiges, puis viennent les rayons violets et rouges, qui ont la même action, ensuite la lumière bleue et enfin la lumière jaune. Remarquons qu'il n'y a pas lieu d'invoquer l'*intensité* de la lumière comme facteur de ce phénomène, car, d'après les mesures exécutées à l'aide d'un photomètre Bunsen, la lumière blanche était de 14,03 bougies normales, la lumière verte de 0,68, la lumière violette de 0,73, la lumière rouge de 2,74, la lumière bleue de 0,70 et la lumière jaune de 8,33.

Kraus (3), qui a fait des cultures d'*Urtica*, a trouvé que dans la lumière bleue les tiges avaient acquis 3 centimètres en longueur, dans la lumière verte 4 centimètres, et dans la

(1) Paul Bert, *Influence de la lumière verte sur la Sensitive* (C. R. de l'Acad. des Sc., t. LXX, 1870); — *Influence des diverses couleurs sur la végétation* (Ibid., t. LXXIII, 1871).

(2) R. Weber, *Ueber den Einfluss farbigen Lichtes*, etc. (Landw. Versuchsst., Bd XVIII, 1875).

(3) Kraus, *Botanische Zeitung*, 1876, p. 503 et suiv.

lumière jaune 6 centimètres. Par conséquent, ce seraient les radiations les plus réfrangibles qui retarderaient le plus la croissance des tiges, et les radiations les moins réfrangibles qui la retarderaient le moins, tandis que les radiations de moyenne réfrangibilité auraient une action intermédiaire.

Morgen (1) n'a fait des recherches que sur le *Lepidium sativum* ; il dit qu'après la lumière blanche, c'est la lumière jaune, puis la lumière bleue qui retardent le plus la croissance.

Les résultats obtenus par les divers auteurs cités sont donc tout à fait discordants. D'après les uns (Senebier, Morgen), c'est la moitié la moins réfrangible du spectre qui retarde le plus la croissance de la tige. D'après les autres (Sachs, P. Bert, Kraus, Weber), c'est le contraire. Quant aux radiations de moyenne réfrangibilité, la plupart des auteurs (Zantedeschi, P. Bert, Kraus) ont trouvé que leur action retardatrice est intermédiaire entre celles des radiations les plus réfrangibles et celles des radiations les moins réfrangibles, tandis que d'autres (Senebier, Weber) disent que ce sont ces mêmes radiations qui retardent le moins la croissance.

M. Wiesner (2) a repris ensuite la question et l'a étudiée avec plus de précision. Il part de ce fait que l'héliotropisme est en relation avec la croissance et que, d'après ses recherches antérieures (3), pour les plantes les plus sensibles, on n'observe aucune flexion dans le jaune, que cette flexion commence dans le vert et va croissant jusqu'à la limite du violet et de l'ultraviolet, où elle est maximum ; que d'autre part, si du jaune, où l'action est nulle, on se dirige vers l'extrémité la moins réfrangible du spectre, la flexion commence à se manifester dans l'orangé, puis devient plus forte dans le rouge, pour atteindre, dans l'infrarouge, un second maximum

(1) Morgen, *Ueber die Assimilationsprocess in d. Keimenden Kresse* (Bot. Zeitung, 1877).

(2) Wiesner, *Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche*, II Theil, 1880, p. 10.

(3) Wiesner, *Ibid.*, I Theil, 1878, p. 44.

beaucoup moins élevé que l'autre. Il s'est proposé de rechercher si l'influence retardatrice des différentes radiations n'est pas analogue à l'action héliotropique. Des expériences faites par cet auteur avec Mikosch, à l'aide des solutions colorées, préalablement analysées au spectroscope, il résulte les données suivantes, qui peuvent être considérées comme les plus exactes de toutes celles obtenues jusqu'à présent : 1° toutes les radiations du spectre, y compris les infrarouges, ont une action retardatrice sur la croissance, même celles (les jaunes) qui n'ont aucune action héliotropique ; 2° plus une radiation provoque activement les flexions héliotropiques, plus elle retarde la croissance ; 3° ce sont les radiations jaunes qui agissent le moins ; à partir du jaune, l'action va augmentant faiblement vers le rouge et l'infrarouge, où elle atteint un premier et faible maximum. Elle augmente plus rapidement vers l'extrémité la plus réfrangible du spectre visible, où elle atteint un second maximum beaucoup plus élevé.

Dernièrement, M. Flammarion (1) a repris cette question ; il se sert d'un spectre et, surtout, de verres colorés (« verre rouge, presque monochromatique, ne laissant passer qu'un peu d'orangé ; verre vert, moins satisfaisant ; verre bleu très voisin du violet, qui ne laisse traverser que les rayons de l'extrémité droite du spectre »). Dans la majorité des cas, il trouve que c'est dans la lumière rouge que les tiges sont plus longues ; la longueur de cet organe va en décroissant jusqu'au violet. Dans quelques cas (*Cosmos*) (2), il a observé que c'est dans la lumière verte que la tige avait la plus grande longueur. De plus, en comparant l'action de la radiation totale avec celle des diverses lumières colorées, il dit que les plantes éclairées par la lumière blanche sont plus longues que celles qui ont poussé derrière les écrans bleu, vert et même rouge. Nous verrons plus loin comment il faut expliquer ces résultats contradictoires.

(1) C. Flammarion, *Bulletin du ministère de l'Agriculture*, 1896, n° 2 ; 1897, n° 3 ; 1898, n° 4.
(2) *Ibid.*, 1898, p. 787.

B. *Racine*. — Examinons maintenant l'influence de la lumière sur la croissance de la racine. On sait que la radiation totale et équilatérale a une influence variable sur la croissance des racines. Pour la plupart des observateurs, cette action est nulle ; c'est-à-dire que les racines ayant poussé à la lumière et celles ayant poussé à l'obscurité ont approximativement la même longueur. Cependant Strehl (1), Fr. Darwin (2), Devaux (3), ont observé des cas où la lumière retarde la croissance de la racine; d'autre part, Famintzine (4) et Lazaref (5) ont noté que les racines du *Lepidium sativum* restent plus courtes à l'obscurité qu'à la lumière.

Nous possédons peu d'observations relativement à l'action qu'exercent les différentes radiations sur la croissance de la racine. Senebier (6) dit qu'il y a une certaine corrélation entre les ramifications des racines et le développement des feuilles, c'est-à-dire que les racines, qui appartiennent aux plantes ayant des tiges effilées et pourvues de feuilles petites (par exemple chez les plantes qui ont poussé dans la lumière jaune), sont courtes et possèdent peu de chevelu. Cette observation a été vérifiée avec des Laitues, des Épinards et des Haricots.

D'après les observations de Morren (7), qui a fait des cultures avec le *Lepidium sativum*, les « radicules se développent le moins et avec le plus de lenteur dans les rayons colorés du plus grand pouvoir éclairant ; sous les rayons colorés d'un pouvoir éclairant faible, les radicules prennent un développement semblable à celui qu'elles atteignent à l'obscurité ».

Morgen (8) affirme que les racines du *Lepidium sativum*

(1) Strehl, *Untersuchungen ueber das Längenwachstum der Wurzel*, 1874.
(2) Fr. Darwin, *Arbeiten d. bot. Inst. zu Würzburg*, Bd IV, 1880, p. 521.
(3) Devaux, *De l'action de la lumière sur les racines* (Bull. de la Soc. bot. de France, 1888).
(4) Famintzine, *Mélanges biologiques* Saint-Pétersbourg, t. VIII.
(5) Lasaref, in *Botan. Jahresbericht*, Bd II, p. 775.
(6) Senebier, *Mémoires physico-chimiques*, t. II, 1792, p. 55 et suiv.
(7) Morren, *Ann. des Sc. nat.*, 1832, p. 201.
(8) Morgen, *loc. cit.*

sont plus courtes dans la lumière bleue que dans la lumière jaune.

M. Flammarion (1), qui a étudié un plus grand nombre de plantes (Sensitive, Maïs, Pois, Blé, etc.), soutient que le système radiculaire est très réduit dans les plantes de la serre rouge et presque nul dans celles de la serre bleue. Le poids des racines (frais probablement) a été trouvé pour la Sensitive de 5 grammes dans la serre blanche, de 1gr,60 dans la serre rouge, de 0gr,09 dans la serre verte et de 0gr,05 dans la serre bleue (2).

C. *Feuille.* — En ce qui regarde la feuille, il faut d'abord mentionner qu'en ce qui concerne l'intensité de la lumière totale, les expériences de M. Dufour (3) ont démontré qu'à un éclairement plus intense les feuilles arrivent à des dimensions plus grandes, et cela dans tous les sens, en surface comme en épaisseur ; il a constaté que parfois les feuilles pouvaient acquérir une surface double de celle qu'elles atteignent à l'ombre. Il en est de même pour l'épaisseur. Stahl (4) avait indiqué comme un fait général qu'à l'ombre les feuilles ont une surface plus grande qu'au soleil, et que cette surface serait d'autant plus grande que l'endroit où les plantes croissent est plus ombragé, et cela jusqu'à une certaine limite, à partir de laquelle, la quantité de lumière devenant insuffisante, le développement cesse d'être normal ; il se produit alors les phénomènes caractéristiques de l'étiolement. Stahl reconnait d'ailleurs que des causes autres que l'intensité lumineuse peuvent intervenir pour modifier la surface de la feuille. C'est ainsi que Sorauer (5) et plus tard M. Dufour (6) ont montré qu'à une plus grande

(1) C. Flammarion, *loc. cit.*, 1896, p. 276.

(2) *Loc. cit.*, 1897, p. 443.

(3) L. Dufour, *Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles* (Ann. des Sc. nat., 7e série, t. V, 1887).

(4) Sathl, *Ueber den Einfluss des sonnigen oder schattigen Standortes* (Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., XVI, 1883).

(5) Sorauer, *Bot. Zeitung*, 1873, n° 10 ; 1878, n° 1.

(6) Dufour, *loc. cit.*, p. 350.

humidité du sol, toutes choses égales d'ailleurs, correspondent des feuilles plus grandes.

Senebier, dans ses *Mémoires* (1), dit que les feuilles de Laitue exposées aux rayons rouges furent moins larges et moins lisses que celles qui avaient été exposées aussi bien aux rayons violets qu'à la lumière blanche, mais elles étaient plus larges que celles qui furent éclairées par les rayons jaunes.

Sachs (2), faisant germer des graines de *Linum usitatissimum* et de *Sinapis alba*, derrière une solution de bichromate de potassium ou de sulfate de cuivre ammoniacal, a observé qu'après la sortie de la tige au-dessus de la surface du sol, les plantes qui étaient sous les cloches à sulfate de cuivre ammoniacal avaient le limbe des cotylédons deux à trois fois plus petit que celles qui s'étaient développées derrière une solution de bichromate de potassium. Sachs fait observer que les choses se passent absolument de la même façon comme si la lumière jaune était remplacée par de la lumière blanche faible, et la lumière bleue par de la lumière blanche à intensité très atténuée. Il a observé aussi que les feuilles des plantes qui poussent dans la lumière jaune ont leurs bords recourbés vers le bas, de manière que la feuille présente une face convexe dirigée vers le haut. Cette épinastie a été d'ailleurs observée également pour les feuilles des plantes qui sont cultivées à l'obscurité.

Adolph Mayer (3), employant le dispositif déjà exposé à propos de la tige (p. 150), a constaté que derrière le verre jaune le diamètre transversal des feuilles du *Pisum sativum* est le même que pour les plantes qui poussent à la lumière blanche de même intensité, et plus petit que celui des plantes cultivées dans la lumière totale plus intense; tandis que pour le *Vicia*, ce diamètre est plus grand dans la

(1) Senebier, *Mémoires physico-chimiques*.
(2) Sachs, *Bot. Zeitung*, 1864.
(3) Adolph Mayer, *loc. cit.*

lumière jaune que dans la lumière blanche de même intensité ou d'intensité plus grande.

Les résultats obtenus par M. Flammarion ne sont pas concordants. Les feuilles sont tantôt plus grandes dans la lumière rouge que dans la lumière blanche (Sensitive, *Geranium*) (1), tantôt à peu près égales (*Coleus*, *Alternanthera*) (2). De même les feuilles éclairées par la lumière bleue sont tantôt égales (*Geranium*) (3), tantôt plus petites que dans la lumière totale. Le nombre des feuilles développées sous l'influence des différentes radiations n'est pas non plus constant; c'est ainsi que pour des pieds d'une Fougère, M. Flammarion a constaté qu'ils avaient 3 feuilles dans le rouge, 7 dans la lumière blanche, 3 dans la lumière verte, 1 dans la lumière bleue, tandis que pour la Vigne il trouve qu'il s'est formé 16 feuilles dans le rouge, 16 dans le bleu, 12 dans la lumière blanche, 8 dans le vert.

D. *Fleur*. — Les expériences de Senebier (4), Sachs (5), etc., prouvent que les fleurs peuvent se former à l'obscurité, pourvu que la plante ait des réserves suffisantes. Les Tulipes, les Jacinthes, les Crocus, les Raves fleurissent à l'obscurité grâce aux substances accumulées dans leurs bulbes ou leurs tubercules. De même, d'après Sachs, certaines plantes (*Tropæolum*, *Cucurbita Pepo*) peuvent donner des fleurs si une partie suffisante de l'appareil végétatif reste exposée à la lumière.

M. Flahault (6), cultivant des Jacinthes bleues et rouges, n'a pas vu de différences appréciables dans l'éclat des fleurs épanouies à l'obscurité et au soleil; au contraire, d'après

(1) C. Flammarion, *loc. cit.*, 1897, p. 438; 1897, pl. II.
(2) *Ibid.*, 1897, pl. I et II.
(3) *Ibid.*, 1897, pl. II.
(4) Senebier, *loc. cit.*
(5) Sachs, *Bot. Zeitung*, 1863, 1865.
(6) Ch. Flahault, *Développement des matières colorantes des fleurs* (Ann. des Sc. nat., 1878).

Askenasy (1), la forme des fleurs des Jacinthes serait peu modifiée à l'obscurité, mais la coloration serait plus pâle dans ce dernier cas.

Dernièrement, Vöchting (2) a étudié d'une manière plus détaillée l'influence de la lumière sur les fleurs et a montré que l'appareil floral de *Mimulus Tilingi* se réduit au fur et à mesure que l'éclairement diminue, et qu'au-dessous d'un certain minimum la plante reste stérile. Ce minimum est d'ailleurs très variable, suivant que les espèces recherchent l'ombre ou le soleil. C'est ainsi que l'*Impatiens parviflora*, qui est une plante ombrophile, peut fleurir à un éclairement qui permet à peine l'apparition des boutons floraux chez le *Malva vulgaris*, plante héliophile. Parfois même les fleurs n'apparaissent plus et alors toute l'activité de la plante est employée à la production d'organes végétatifs surabondants: feuilles, rameaux, etc. En recherchant l'action de la lumière sur les diverses parties de la fleur, l'auteur a observé qu'assez souvent la radiation agit uniformément sur toutes les parties de l'organe (*Mimulus*), que dans certains cas la corolle seule est modifiée, qu'enfin les organes sexués paraissent relativement moins sensibles à l'action de la lumière que les enveloppes florales. Chez certaines plantes (*Stellaria media*, *Lamium*), la corolle ne s'ouvre pas et la fleur devient cléistogame. Enfin, en ce qui concerne les fleurs zygomorphes, il a observé l'avortement des deux pétales supérieurs chez le *Tropæolum majus* et la réduction de la lèvre supérieure chez le *Mimulus Tilingi*, quand l'intensité de la lumière diminue.

M. Curtel (3) vient de confirmer les résultats de Vöchting, en les complétant par l'étude anatomique des organes floraux, développés à des lumières d'intensités différentes.

L'influence des différentes radiations sur la formation de la fleur a été moins étudiée.

(1) Askenasy, *Bot. Zeitung*, 1876.

(2) Vöchting, *Ueber den Einfluss des Lichtes auf die Gestaltung und Anlage der Blüthen* (Jahrb. für wiss. Botanik, Bd XXV, 1893).

(3) Curtel, *Recherches physiologiques sur la Fleur*. Thèse de Paris, 1899.

Senebier (1) dit que sous l'influence des rayons violets les Haricots fleurissent à peu près pendant le même temps que ceux qui avaient été cultivés à la lumière totale; ceux qui étaient exposés aux radiations rouges ont fleuri dix jours plus tard; mais il n'a pas répété l'expérience et il fait cette restriction que peut-être d'autres circonstances ont put influer sur ce retard.

Sachs (2) a cultivé comparativement des plantes, d'une part derrière une couche d'eau pure, de l'autre derrière une solution de sulfate de quinine, qui, comme on le sait, absorbe les radiations ultraviolettes (chimiques). De ses expériences, faites avec le *Tropæolum majus*, il résulte que : 1° derrière une solution de sulfate de quinine, les plantes, cultivées dès la graine, ne peuvent pas produire des fleurs, mais seulement de petits boutons floraux, qui s'arrêtent dans leur développement et qui périssent ensuite ; 2° les tiges ont à peu près la même longueur que derrière une couche d'eau pure; 3° le nombre des feuilles est un peu plus grand chez les plantes qui ont poussé derrière l'eau ; 4° il en est de même pour le poids de la substance fraîche. Il déduit de ses expériences que les radiations ultraviolettes provoquent la formation d'une substance florigène (blüthenbildende Substanz); cette substance se formerait dans les feuilles, d'où elle émigrerait pour aller dans les parties où se formeront les fleurs. Par substance florigène, il n'entend pas la totalité des substances (albuminoïdes, etc.) qui forment la fleur ; ce serait une substance qui agirait, comme les ferments, sur de grandes quantités d'autres substances, tandis que sa quantité, très petite, resterait constante

M. C. de Candolle (3), qui a répété les expériences de Sachs, est arrivé aux mêmes résultats. Il s'est servi, pour l'absorption des radiations ultraviolettes, des solutions de sulfate de

(1) Senebier, *loc. cit.*

(2) Sachs, *Ueber die Wirkung der ultravioletten Strahlen*, etc. (Arb. d. bot., Inst. Würzburg, Bd III, 1888.

(3) C. de Candolle, *Étude sur l'action des rayons ultraviolets*, etc. (Arch. des Sc. phys. et nat., t. XXVIII, 1892).

quinine ou d'esculine; d'après lui, les différences ne portent pas seulement sur la formation des fleurs; les plants de *Tropæolum majus*, qui ont poussé en l'absence des radiations ultraviolettes (sulfate de quinine), étaient moins développés et avaient un poids sec plus petit que les plantes témoins. Les expériences faites avec le *Lobelia Erinus*, derrière une solution d'esculine, ont donné des résultats moins satisfaisants, parce que, d'après l'auteur même, les causes d'erreur ont été moins bien écartées. Cependant, derrière les solutions d'esculine, les plantes étaient moins développées, mais des fleurs normales se formèrent. M. de Candolle ne croit pas que les radiations ultraviolettes contribuent à la formation d'une substance spéciale florigène, comme le pense Sachs, mais ces radiations auraient une action stimulante sur le développement général de la plante.

Enfin, des expériences de M. Flammarion (1) il paraît résulter que le Pois et le Haricot ne peuvent fleurir que dans la serre rouge, et non dans la serre bleue. Mais on peut remarquer que les radiations chimiques étant nulles dans la moitié la moins réfrangible du spectre, il résulte des expériences de cet auteur que les radiations ultraviolettes, loin d'être indispensables, sont plutôt nuisibles à la formation des fleurs.

III. — Structure.

Je ne connais rien de précis relativement à la structure des divers organes des plantes cultivées sous l'influence des radiations de différentes réfrangibilités. M. Flammarion (2) dit : « Si nous examinons au microscope des coupes transversales des tiges de Sensitive, la structure et le diamètre sont différents pour les plantes de la serre rouge et de la serre blanche. L'épiderme est plus épais, les vaisseaux du bois plus nombreux dans la tige de la serre blanche; la moelle y est beaucoup moins développée, les cellules mieux formées et à

(1) C. Flammarion, *loc. cit.*, 1897, p. 441.
(2) C. Flammarion, *loc. cit.*, 1897, p. 443.

parois plus épaisses ; pour ces différentes raisons, la tige des plantes de la serre blanche est plus résistante à la flexion. »

IV. — Poids sec.

Il y a déjà longtemps, Hunt (1) avait montré que le poids de la substance (Holzfaser) varie avec la nature des radiations ; il est plus faible dans la lumière bleue que dans les lumières jaune, rouge et blanche.

Adolph Mayer (2), qui a expérimenté de la manière indiquée plus haut, dit que pour le Pois (au bout de dix semaines et demie de végétation) et la Vesce (au bout de neuf semaines) le poids sec de la plante entière (tige, racine, feuilles), a été trouvé plus grand dans la lumière jaune que dans la lumière blanche de même intensité.

D'autre part, Macano (3) cultivant des Fèves, trouve qu'au bout de trois semaines le poids sec diminue dans l'ordre suivant : lumière totale, lumière violette, lumière rouge, lumière jaune. Séparant, des cendres, la substance organique, il trouve que le poids de cette dernière diminue dans le même sens.

En même temps, Sachs (4) a observé que pour l'*Helianthus annuus*, le poids sec est plus grand dans la moitié la moins réfrangible que dans la moitié la plus réfrangible du spectre, ce qui est en désaccord avec les données de Macano. Mais, contrairement à ce que prétend Adolph Mayer, tant Sachs que Macano ont observé que dans la lumière blanche le poids sec augmente toujours plus que dans n'importe quelle lumière colorée.

(1) Hunt, *loc. cit.*
(2) Adolph Mayer, *loc. cit.*
(3) Macano, *Bot. Zeitung*, 1874, p. 544.
(4) Sachs, *in* Pfeffer, *Die Wirkungen farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensaüre in Pflanzen* (Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd I, 1874, p. 56).

Kraus (1), Morgen (2) et Wollny (3), arrivent aux mêmes résultats que Sachs et Hunt, à savoir que c'est dans la moitié la moins réfrangible du spectre que se forme la plus grande quantité de substance organique. Morgen explique les résultats obtenus par lui en disant que le poids de la substance sèche est proportionnel à la quantité d'acide carbonique décomposé par la plante.

M. Flammarion (4) a aussi porté son attention sur la même question; voici, à titre d'exemple, les poids frais qu'il a obtenus avec les feuilles de *Mimosa pudica* : lumière rouge $0^{gr},250$; lumière verte $0^{gr},150$; lumière bleue $0^{gr},095$.

Quant à l'influence des radiations ultraviolettes sur le poids de la substance de la plante, nous n'avons guère que les données de Sachs (5), confirmées par celles de M. C. de Candolle (6). Ils ont trouvé tous les deux que le poids sec des plantes qui poussent en l'absence des radiations ultraviolettes est plus faible que celui des plantes cultivées derrière une couche d'eau.

V. — Contenu des cellules.

A. *Amidon.* — Sur la relation qui existe entre la formation de l'amidon et les différentes radiations lumineuses, je citerai d'abord les observations de Famintzine (7) relatives au *Spirogyra orthospira*. Ce savant a constaté que l'amidon ne se forme que dans la moitié la moins réfrangible du spectre visible (derrière une solution de bichromate de potassium), tandis que dans l'autre moitié, non seulement l'amidon ne se

(1) Kraus, *loc. cit.*
(2) Morgen, *loc. cit.*
(3) Wollny, *Untersuch. ueber d. Einfluss der Lichtfarbe auf das Productionsvermögen u. die Transpiration der Pflanzen* (Fortschr. auf dem Gebiete der Agriculturphysik, Bd XVII, 1894).
(4) Flammarion, *loc. cit.*, 1897, p. 439.
(5) Sachs, *Arbeiten d. bot. Instit. Würzburg*, Bd III, 1888.
(6) C. de Candolle, *loc. cit.*
(7) Famintzine, *Die Wirkung des Lichtes auf Algen*, etc. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd VI, 1867-1868).

produit pas, mais même celui qui existe dans les cellules se détruit comme à l'obscurité.

Kraus (1) a répété les expériences de Famintzine, non seulement sur le *Spirogyra*, mais encore sur le *Funaria hygrometrica*, et a constaté que dans les chloroleucites de la première plante, l'amidon se forme tout aussi rapidement et en même quantité dans la moitié la moins réfrangible que dans la lumière blanche; dans la moitié la plus réfrangible du spectre, contrairement à ce qu'avait dit Famintzine, il a observé que l'amidon se forme également, quoique moins vite et en moindre quantité. Pour le *Funaria*, les résultats sont les mêmes, avec cette différence que sous l'action des radiations les moins réfrangibles, l'amidon ne se forme pas aussi vite, ni en aussi grande quantité, qu'à la lumière blanche.

A peu près en même temps que Kraus, M. Prillieux (2) a répété les expériences de Famintzine sur l'influence de la lumière bleue, et est arrivé aux mêmes résultats.

Vines (3) a fait des cultures avec des Phanérogames et a constaté que dans les feuilles exposées à la lumière qui a traversé une solution de sulfate de cuivre ammoniacal, l'amidon ne se forme que dans les cellules stomatiques.

B. *Ferments solubles.* — MM. Downes et Blunt (4) ont constaté qu'une macération filtrée de levure de bière devenait incapable d'intervertir le sucre, après une exposition de durée suffisante au soleil. Si les solutions de sucrase sont pures, c'est-à-dire débarrassées de matières organiques étrangères, M. Duclaux (5) a trouvé que « leur fragilité à la lumière est

(1) Kraus, *Einige Beobachtungen ueber d. Einfluss des Lichtes und Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd VII, 1869-1870).

(2) Prillieux, *Influence de la lumière bleue sur la production de l'amidon dans la chlorophylle* (C. R. de l'Acad. des Sc., t. LXX, 1870).

(3) Vines, *The Influence of Light upon the Growth of Leaves* (Arb. d. bot. Inst. Würzburg, 1878, p. 120).

(4) Downes and Blunt, *Proceedings of the R. Society*, t. XXVI, 1877; t. XXVIII, 1878.

(5) Duclaux, *Microbiologie*, t. II.

très grande » (sucrase de l'*Aspergillus niger*). Mais Fernbach (1) a montré que la lumière n'a aucune influence sur la sucrase, dans le vide, que par conséquent c'est à une action combinée de la lumière et de l'oxygène qu'est due la destruction de la diastase.

L'influence des radiations lumineuses de diverses réfrangibilités a été peu étudiée; jusqu'à présent, à ma connaissance, il n'y a que les amylases qui aient fait l'objet de recherches de la part de M. Green (2). Cet auteur a trouvé que les solutions aqueuses des amylases (amylase du malt, de la salive, des feuilles de Fève, etc.), ainsi que les amylases des feuilles vivantes, se comportent de deux manières différentes vis-à-vis de la lumière. Quelques régions du spectre accélèrent l'activité diastasique, aussi bien en solution aqueuse que dans les feuilles vivantes; ces régions transforment le zymogène en enzyme. D'autres régions du spectre ont, au contraire, une action nuisible. L'action diastasique est représentée, pour les diverses radiations, par les nombres suivants : infrarouge + 10,8; rouge + 53,5 ; orangé + 4,7; vert — 15,7 ; bleu + 20,8. Se basant sur ces résultats, il soutient la théorie que l'érythrophyle qui se trouve dans les feuilles rouges aide la migration de l'amidon, en absorbant les radiations qui sont nuisibles à la formation des amylases. Engelmann (3) a montré, en effet, que les feuilles qui contiennent de l'érythrophylle absorbent, en général, les radiations complémentaires aux radiations qu'absorbe la chlorophylle. Le rouge, le bleu et le violet, qui sont absorbés au plus haut degré par la chlorophylle, passent très bien à travers une solution d'érythrophylle. Le maximum d'absorption de cette dernière substance correspond au minimum d'absorption de la chlorophylle, c'est-à-dire se trouve dans le vert. D'autre part, Pick (4)

(1) Fernbach, *Ann. de l'Institut Pasteur*, t. III, 1889.

(2) Green, *On the Action of Light on Diastase* (Philosophical Trans. of the R. Society of London, série B, vol. CLXXXVIII, 1897.

(3) Engelmann, *Bot. Zeitung*, 1887.

(4) Pick, *Ueber die Bedeutung des rothen Farbstoffs bei den Phanerogamen und die Beziehungen desselben zur Stärkewanderung* (Bot. Centralbl., XVI, 1883).

a constaté que la migration de l'amidon se fait plus rapidement quand la feuille contient de l'érythrophylle, et il avait émis l'opinion que la migration est due à l'augmentation de l'action de diastases. Stahl (1), se basant sur le fait que les feuilles rouges, ou les taches rouges des feuilles panachées, absorbent plus de chaleur que les feuilles vertes, ou les parties vertes des feuilles panachées, soutient que c'est la chaleur absorbée par l'érythrophylle qui facilite les transformations des substances et leur migration. Les recherches de M. E. Overton (2) viennent compléter jusqu'à un certain point les résultats obtenus par les auteurs précédents. Il a trouvé une relation entre la présence de l'érythrophylle, des sucres et de la température. Plus la température est basse et plus la quantité de sucre est grande dans les feuilles, plus la quantité de substance rouge augmente.

VI. — Thallophytes.

Les expérimentateurs sont unanimes à reconnaître que la germination des spores des Champignons est absolument indépendante de la lumière.

La croissance des Champignons varie, sous l'influence des différentes radiations, dans le même sens que celle des plantes supérieures. Vines (3), qui a fait des expériences avec le *Phycomyces nitens*, a observé que ce sont les radiations les plus réfrangibles du spectre qui retardent le plus la croissance des filaments mycéliens.

Passons à la formation des organes de reproduction. D'après Sorokin (4), le *Mucor Mucedo* ne produit pas de sporanges dans la lumière blanche, mais en produit dans la lumière rouge, jaune et violette.

(1) Stahl, *Ueber bunte Laublätter* (Ann. d. Jardin bot. de Buitenzorg, XIII, 1896).

(2) E. Overton, *Beobachtungen u. Versuche üb. d. Auftreten v. roth. Zellsaft bei Pflanzen* (Jahrb. f. wiss. Bot., 1899, XXXIII).

(3) Vines, *The Influence of Light upon the Growth of unicellular Organs* (Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd II, 1878).

(4) Sorokin, *Bot. Jahresbericht*, 1874, p. 214.

Brefeld (1) assure que le *Pilobolus microsporus* ne peut pas former des sporanges dans la lumière jaune ni à l'obscurité, mais seulement sous l'influence de la lumière blanche ou des radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre.

Ludwig Klein (2), cultivant des *Botrytis cinerea*, a observé que la moitié la moins réfrangible du spectre accélère la production des conidies de cette plante, tandis que les radiations les plus réfrangibles retardent ou bien empêchent complètement la formation de l'appareil conidien.

D'après Elfving (3), l'influence de la lumière sur la formation des conidies varie avec le milieu nutritif. Il remarque d'abord que le *Briarea* et le *Penicillium* fructifient dans la lumière comme à l'obscurité ; le mycélium se forme en plus grande quantité dans l'obscurité que dans la lumière, et les conidies, dont la production est liée à celle du mycélium, sont en moins grand nombre à la lumière. Or ces résultats, d'après Elfving, ne devraient pas être attribués à l'action directe de la lumière sur les organes reproducteurs, mais à l'action qu'exercent les radiations sur la nutrition générale ; c'est-à-dire que la synthèse des substances organiques serait d'autant plus faible que le milieu nutritif employé se rapprocherait moins de la constitution du protoplasma. Les rayons ultraviolets, comme les rayons visibles, agiraient dans le même sens et pour les mêmes raisons. Parmi les radiations visibles, les moins réfrangibles sont les plus favorables.

Dernièrement Lendner (4) a montré également, pour d'autres Champignons, que la cause qui détermine la formation des sporanges réside plutôt dans un phénomène de nutrition que dans la lumière. En cultivant des Mucorinées sur des substratums solides, il a observé la formation des

(1) Brefeld, *Ueber die Bedeutung des Lichtes für die Entwickelung der Pilze* (Sitz. der Gesellschaft naturf. Freunde zu Berlin, 1877).

(2) Ludwig Klein, *Ueber die Ursachen der Sporenbildung von Botrytis cinerea* (Bot. Zeitung, 1885).

(3) Elfving, *Studien ueber die Einwirkung des Lichtes auf die Pilze*, 1890.

(4) Lendner, *Des influences combinées de la lumière et du substratum*, etc. (Ann. des Sc. nat., 7e série, t. III, 1896).

sporanges à l'obscurité, à la lumière blanche, et dans les diverses lumières colorées. Sur les milieux liquides, la production de ces organes est variable avec l'espèce et parfois avec la nature du milieu nutritif. C'est ainsi que le *Rhizopus nigricans* produit des sporanges dans tous les liquides nutritifs, mais leur maturation subit un retard dans l'obscurité, le jaune et le rouge. Le *Mucor flavidus*, cultivé dans le liquide Raulin, ne forme pas de sporanges dans l'obscurité, le jaune et le rouge, et, si le liquide est très étendu, il ne s'en forme nulle part. Dans le liquide de van Tieghem, les sporanges se forment en plus grand nombre à l'obscurité, dans le rouge et dans le jaune.

Les radiations ultraviolettes n'ont, d'après cet auteur, aucune action sur la formation des sporanges des Mucorinées.

La formation des zoospores et des éléments sexués chez les Algues ne paraît pas être en relation étroite avec la nature des radiations. Ainsi Klebs (1), qui s'est servi des solutions colorées, a remarqué que les zoospores de *Vaucheria repens* et de *V. clavata* se forment derrière les solutions qui laissent passer la moitié la moins réfrangible, aussi bien que derrière celles qui ne laissent passer que la moitié la plus réfrangible. Cependant, la production de ces éléments asexués est moins entravée par les solutions jaunes et rouges que par les solutions bleues ; ces dernières ont la même action que la lumière blanche faible, ou que l'obscurité. Les organes sexués se forment à peu près avec autant de rapidité derrière les solutions bleues et violettes que dans la lumière blanche, si l'Algue est cultivée dans une solution contenant du sucre; derrière les solutions jaunes et rouges, les mêmes organes se forment plus tard ou pas du tout. L'absence des rayons ultraviolets est, en général, indifférente.

(1) Klebs, *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen u. Pilzen*, 1896.

EXPOSÉ DES RECHERCHES

MÉTHODE EMPLOYÉE.

Pour se rendre compte de l'influence que les radiations de différentes réfrangibilités exercent sur les plantes, on peut employer deux méthodes : la méthode des *spectres* et la méthode des *écrans absorbants*.

La première méthode donnerait évidemment les résultats les plus précis. Mais la production d'un spectre permettant des expériences sur les plantes en voie de croissance rencontre un grand nombre de difficultés, à peu près insurmontables.

Tout d'abord, dans le spectre produit par un prisme, les diverses régions lumineuses ne présentent pas la même dispersion ; celle-ci est d'autant plus considérable que les radiations sont plus réfrangibles. La dispersion étant inégale, les différentes régions du spectre ne contiennent pas, sur la même étendue, un nombre égal de radiations; c'est ainsi qu'il y en a plus dans le rouge que dans le bleu. Le spectre produit par un prisme n'est donc pas normal. Le seul moyen d'obtenir un spectre normal est de se servir d'un réseau. Mais un tel spectre est pratiquement beaucoup trop petit ou peu intense; jusqu'à présent, on n'a pas essayé d'obtenir un spectre de réseau qui remplisse les conditions permettant de faire des cultures de plantes dans ses différentes parties. La même objection d'ailleurs peut être faite au spectre du prisme, quoique ce dernier puisse être obtenu d'une manière plus favorable que le spectre de réseau.

Ensuite, pour que le spectre de prisme soit aussi pur que possible, il faut que la fente par où entre le faisceau de lumière totale, avant de tomber sur le prisme, soit étroite; mais dans ce dernier cas l'intensité des diverses radiations est tellement diminuée que leur effet sur la plante est très

faible. Si au contraire on élargit la fente, ce qui augmente l'intensité des radiations, et par conséquent les effets produits, le spectre est impur, les diverses radiations empiétant les unes sur les autres, et la méthode perd par suite toute sa rigueur.

Enfin, si à ces inconvénients on ajoute celui que dans une même journée l'expérience est soumise à des intermittences, le spectre disparaissant dès que le soleil est caché par les nuages, on voit que l'emploi d'un spectre est à peu près impossible, pour faire des cultures de longue durée.

C'est pourquoi le plus grand nombre des expérimentateurs qui se sont occupés de l'influence des radiations sur les plantes, ont eu recours aux écrans absorbants. J'ai choisi aussi cette méthode, qui est la plus pratique au point de vue de la facilité d'expérimentation.

Les écrans absorbants peuvent être soit des solutions, soit des verres colorés. Or, l'emploi des solutions colorées présente de nombreux inconvénients, particulièrement les suivants : 1° certaines solutions se décomposent assez vite (couleurs d'aniline, dissolution de chlorophylle, etc.) ; 2° les parois des cloches de Senebier, telles qu'on les construit, ne sont pas parallèles, de telle sorte que la partie supérieure est beaucoup plus épaisse que la partie inférieure, et il serait très difficile d'en faire faire remplissant les conditions voulues ; 3° la hauteur de ces cloches est très peu élevée, ce qui limite beaucoup la variété des plantes que l'on peut y cultiver.

Pour ces différents motifs, j'ai été obligé d'employer des écrans en verres colorés. Ceux-ci sont cependant loin d'être à l'abri de tout reproche ; la plupart ne sont pas monochromatiques ; en effet, à l'exception du verre rouge, qui ne laisse passer, et encore faut-il qu'il soit bien choisi, que les radiations rouges et infrarouges, tous les autres verres sont traversés, en même temps, par plusieurs sortes de radiations.

Mon intention n'a pas été d'étudier l'action des sept prin-

cipales régions qui composent le spectre visible, mais de choisir trois espèces de radiations faciles à isoler : les unes, bleues, très réfrangibles; les autres, rouges, peu réfrangibles; et enfin les vertes, de réfrangibilité moyenne. Voici comment je suis arrivé à ce résultat.

Le choix du verre rouge est très facile, car le verre coloré au protoxyde de cuivre est monochromatique, ou à peu près; cela dépend de la couleur plus ou moins foncée et de l'épaisseur du verre. Celui que j'ai choisi laissait passer les radiations comprises entre la raie B de Fraunhofer et la longueur d'onde $\lambda = 613$; les plantes étaient donc éclairées par les radiations rouges et une faible partie des radiations orangées.

Pour les verres bleu et vert, j'ai procédé de la manière suivante : j'ai pris un verre vert, le plus foncé que j'ai pu me procurer, ayant la même épaisseur que le verre rouge; analysé au spectroscope, il laissait passer non seulement le vert, mais encore le jaune et une partie du bleu. Pour isoler les radiations vertes, j'avais à ma disposition deux procédés : ou bien me servir de verres plus foncés, ou employer deux verres superposés (1). Avec l'un ou l'autre des deux moyens employés, j'ai obtenu exclusivement les radiations vertes comprises entre les longueurs d'onde $\lambda = 568$ et $\lambda = 524$.

Pour le verre bleu, j'ai procédé de la même manière que pour le vert. Les radiations obtenues étaient comprises entre les longueurs d'onde $\lambda = 522$ et $\lambda = 426$.

En résumé, on voit, par les chiffres que j'ai donnés et par le schéma (Pl. V), que les trois sortes de verres ne laissent passer aucune radiation commune.

Ajoutons cependant que les limites que j'ai indiquées ne sont pas rigoureusement précises, parce que les régions de passage présentent toujours au spectroscope un peu

(1) Ces méthodes sont analogues à celles qu'on emploie pour les solutions colorées; en effet, pour qu'une solution ne laisse passer que des radiations déterminées, on peut faire varier soit la concentration, soit l'épaisseur de la couche que la lumière doit traverser.

de flou, comme on peut voir par les figures (Pl. V).

J'ai dit plus haut que pour les radiations de moyenne et de grande réfrangibilité, j'ai superposé quelquefois deux plaques de verre ; mais alors l'intensité de la lumière était diminuée, parce qu'une partie est absorbée par la substance même du verre. Dans ce cas, pour obtenir des résultats comparables, j'ai superposé au verre rouge un verre incolore, choisi de manière que l'épaisseur totale du verre rouge et du verre incolore soit égale à l'épaisseur des deux plaques des verres vert ou bleu.

En comparant les spectres d'absorption des verres colorés que j'ai utilisés, avec le spectre d'absorption de la chlorophylle (Pl. V), on constate que l'ensemble des radiations que traversent les trois sortes de verres colorés, ne correspondent pas à toutes les radiations, qui sont absorbées par la chlorophylle.

En effet, le verre rouge laisse passer les radiations qui correspondent aux bandes I et II (1); celles qui traversent le verre vert correspondent seulement à la bande IV; enfin celles tamisées par le verre bleu correspondent aux bandes V et VI. Par conséquent, les radiations correspondantes aux bandes III et VII ne passent par aucun des verres que j'ai employés.

Plusieurs auteurs, qui se sont occupés de l'influence que les lumières colorées exercent sur les plantes, ont prétendu que pour juger de l'effet produit, il faut que l'intensité de ces lumières colorées soit la même, et on a cherché à la mesurer à l'aide d'un photomètre, comme on le fait quand on veut comparer les intensités de la lumière blanche.

Mais Sachs (2) a montré, avec raison, que dans ces cas on confond l'*intensité* des différentes régions du spectre visible avec leur *éclat* (Helligkeit, Leuchtkraft). En effet, l'éclat c'est l'intensité subjective, c'est-à-dire l'action des diffé-

(1) Le spectre d'absorption de la chlorophylle est dessiné d'après Kraus.

(2) Sachs, *Die Pflanze und das Auge als verschiedene Reagentien für das Licht* (Arbeiten d. bot. Institut in Würzburg, vol. I, 1872, p. 278).

rentes régions du spectre sur la rétine, tandis que l'intensité objective est mesurée par la force vive des ondulations de l'éther. Le seul moyen dont on dispose pour comparer l'intensité objective des diverses ondulations de l'éther, c'est de considérer cette intensité comme proportionnelle à la quantité de chaleur qui se développe par l'absorption de ces différentes sortes d'ondulations. Or si l'on compare l'éclat, effet produit sur la rétine, avec l'intensité réelle, on constate qu'il n'y a pas de proportionnalité entre ces deux éléments. En effet, le maximum de chaleur se trouve dans l'infrarouge, c'est-à-dire dans la partie obscure du spectre, tandis que le maximum de l'éclat se trouve dans le jaune (1).

Pour ces motifs, je n'ai pas déterminé à l'aide du photomètre l'éclat de la lumière qui traversait les verres colorés dont je me suis servi.

Je vais exposer maintenant les principaux résultats de mes expériences, en ce qui concerne la feuille, la tige et la racine.

CHAPITRE PREMIER

FEUILLE.

A. — Morphologie externe.

1. *Faba vulgaris* (Fève de marais).

Dans cette plante, les deux premières feuilles de la base de la tige avortent ; elles ne sont représentées que par des stipules concrescentes au milieu desquelles on observe une petite arête, qui est le représentant de la vrille des autres Papilionacées. Les autres nœuds portent des feuilles composées paripennées.

Les observations ont été faites après trente jours de végétation. A ce moment, les plantes venues respectivement à la

(1) Helmholtz, *Handbuch der physiolog. Optik.*, 1867, p. 316.

lumière blanche, à l'obscurité et aux lumières colorées (rouge, verte et bleue), définies comme je l'ai dit plus haut, possédaient chacune quatre feuilles. J'ai mesuré les surfaces de ces quatre feuilles, et j'ai obtenu les nombres indiqués dans le tableau suivant :

Nos D'ORDRE DES FEUILLES	LUMIÈRE ROUGE	LUMIÈRE VERTE	LUMIÈRE BLEUE	LUMIÈRE BLANCHE	OBSCURITÉ
	millim. car.	millim. car.	millim. car.	millim. car.	millim. car.
1	544	125	762	780	60
2	740	136	860	916	56
3	468	128	592	1.001	50
4	420	122	405	1.096	45

Par ce tableau, on voit que partout, sauf à l'obscurité, les surfaces des feuilles successives vont d'abord en augmentant, quand on part de la base, et qu'on s'élève vers le sommet de la tige ; l'augmentation est plus sensible dans les lumières blanche, bleue et rouge ; elle est insignifiante dans la lumière verte.

Mais tandis que dans la lumière blanche les feuilles continuent à augmenter de dimension jusqu'à la quatrième, dans les lumières colorées, le maximum de surface est atteint par la deuxième feuille, et de là les dimensions vont toujours en diminuant jusqu'à la dernière.

Comparant maintenant entre elles les surfaces des feuilles des plantes qui ont été exposées dans les lumières de différentes réfrangibilités, on observe que c'est sous l'action des rayons bleus que les plus grandes surfaces sont obtenues; c'est ensuite la lumière rouge qui a le plus d'action ; enfin les feuilles éclairées par les radiations vertes ont une surface beaucoup moindre que les précédentes. Ces feuilles, à cause des faibles variations de surface qu'elles présentent aux divers entre-nœuds, ne sont pas sans avoir une certaine analogie avec celles qui ont été cultivées dans l'obscurité complète.

Les cultures de Fève que j'ai faites pendant l'hiver, quand les jours sont plus courts et l'éclairement solaire moins intense, m'ont donné des résultats analogues ; seulement, les différences de dimensions entre les feuilles des plantes qui ont végété derrière les verres colorés étaient plus faibles.

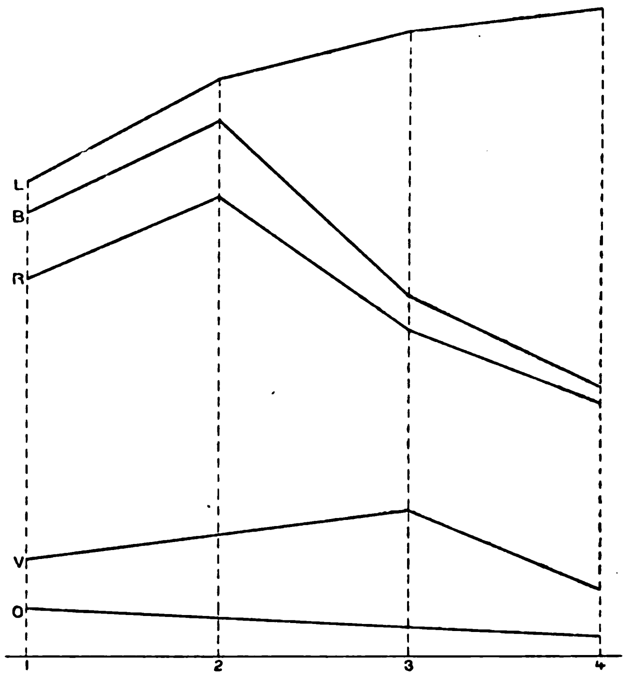


Fig. 1. — *Faba vulgaris*; développement des feuilles; les chiffres placés le long de la ligne des abscisses indiquent les entre-nœuds successifs; la longueur des ordonnées est proportionnelle à la surface des feuilles correspondantes. — O, obscurité; V, lumière verte; R, lumière rouge; B, lumière bleue; L, lumière blanche.

La figure 1 montre d'une manière frappante le degré de développement des feuilles dans les conditions mentionnées. Les diverses courbes de cette figure, de même que celles qui seront données plus loin, ont été construites de la manière suivante : la ligne des abscisses représente la tige ; les nombres 1, 2..., placés à des distances égales, correspondent aux nœuds successifs. A chaque point ainsi déterminé, j'ai élevé une ordonnée proportionnelle à la surface de la feuille considérée.

2. *Lupinus albus* (Lupin blanc).

J'ai fait avec cette plante trois cultures; une commencée en mai, qui a pris fin au bout de trente jours, une autre en juillet, qui a continué pendant vingt-cinq jours, et une troisième en décembre, qui a fini après trente et un jours. Quoique les différences dans l'intensité de la lumière soient assez grandes de l'une à l'autre de ces époques de l'année, les résultats obtenus ont été tout à fait concordants. Dans toutes les expériences, les plantes avaient développé un nombre variable de feuilles, de 2 à 4.

Voici, à titre d'exemple, les nombres fournis par la culture du mois de juillet; les mesures ont été prises sur la feuille la plus âgée.

Lumière blanche....	Foliole médiane........	216	millim. carrés.
	— extrême.........	100	—
— rouge......	— médiane........	54	—
	— extrême.........	45	—
— verte.......	— médiane........	48	—
	— extrême.........	28	—
— bleue......	— médiane........	70	—
	— extrême.........	54	—
Obscurité...........	— médiane........	10	—
	— extrême.........	6	—

Comme on le voit, les résultats sont les mêmes que pour la Fève. En commençant par les plantes qui ont les feuilles les plus grandes, nous avons la succession suivante : lumière blanche, lumière bleue, lumière rouge, lumière verte et obscurité.

3. *Polygonum Fagopyrum* L. (Sarrasin).

Les observations sur cette espèce ont été faites au bout de treize jours de végétation seulement. Pendant ce temps, les plantes n'ont développé que quelques feuilles très petites, surtout dans la lumière verte. Les cotylédons, au contraire, jouent un rôle très important pendant les premières phases de

la végétation; ils s'accroissent beaucoup et tiennent la place des feuilles dans l'assimilation chlorophyllienne. Aussi je n'ai mesuré que les cotylédons. J'aurais pu laisser les plantes continuer leur végétation jusqu'à ce que les feuilles eussent acquis une grande surface; mais, pour rester dans des conditions où les comparaisons sont exactes, il faut interrompre les cultures après l'épuisement complet des réserves de la graine. A partir de ce moment, en effet, les différences de nutrition entre les plantes exposées à des lumières de différentes réfrangibilités sont trop grandes, et peuvent donner des résultats contradictoires, et cela surtout en ce qui concerne la croissance de la tige et de la racine, comme je le montrerai plus loin.

J'ai mesuré dans cette plante, non seulement la surface des cotylédons, mais encore la longueur de leurs pétioles, et j'ai obtenu les nombres ci-joints.

Par ce tableau, on voit que les diverses lumières agissent sur les cotylédons du Sarrasin, comme sur les feuilles des espèces précédentes. Mais ici, un second fait est mis en évidence : la longueur du pétiole varie dans le même sens que la surface du limbe cotylédonaire. Ce résultat est d'autant plus intéressant à noter que dans beaucoup d'espèces les pétioles se comportent comme des tiges. Ici, au contraire, ils réagissent physiologiquement comme des limbes des feuilles.

Lumière blanche.....	Surface des cotylédons..	128 millim. car.
	Longueur du pétiole....	14 millim.
— rouge......	Surface des cotylédons..	59 millim. car.
	Longueur du pétiole....	7 millim.
— verte.......	Surface des cotylédons..	23 millim. car.
	Longueur du pétiole....	5 millim.
— bleue.	Surface des cotylédons..	64 millim. car.
	Longueur du pétiole....	9 millim.
Obscurité	Surface des cotylédons..	11 millim. car.
	Longueur du pétiole.....	2 millim.

4. *Ricinus sanguineus* (Ricin).

Chez cette plante, comme chez la précédente, les cotylédons prennent un grand développement, et, après la consommation des réserves, continuent à s'accroître et acquièrent l'aspect et la fonction des feuilles, et cela même après que de nombreuses feuilles se sont formées.

Après vingt et un jours de culture, les plantes présentent aux diverses lumières, outre les cotylédons, quelques petites feuilles, tandis qu'à l'obscurité, non seulement il ne se forme pas de feuilles, mais encore des cotylédons arrivent à peine à sortir de la graine. La longueur du pétiole cotylédonaire présente, chez le Ricin, les mêmes variations que chez le Sarrasin; en effet, les cotylédons des plantes cultivées à l'obscurité ont le pétiole le plus court; puis viennent ceux des plantes des lumières verte, rouge, bleue et blanche, comme on peut voir par les nombres consignés dans le tableau suivant :

Lumière blanche.....	Surface des cotylédons..	1105 millim. car.
	Longueur du pétiole....	38 millim.
— rouge......	Surface des cotylédons..	503 millim. car.
	Longueur du pétiole	18 millim.
— verte.......	Surface des cotylédons.	200 millim. car.
	Longueur du pétiole....	16 millim.
— bleue	Surface des cotylédons..	600 millim. car.
	Longueur du pétiole....	20 millim.
Obscurité............	Surface des cotylédons..	53 millim. car.
	Longueur du pétiole....	5 millim.

5. *Pæonia officinalis* (Pivoine)

(Pl. VI, L, B, R, V.)

Une même touffe très grande de Pivoine a été divisée en plusieurs fragments, égaux autant que possible, et chacun d'eux mis en pot. Quand, au printemps, les bourgeons ont commencé à se développer et à sortir de la terre, j'ai choisi parmi les pieds précédents ceux dont les bourgeons pré-

sentaient le même état de développement, et je les ai mis en expérience. Au bout de soixante jours de végétation (avril, mai), la culture a pris fin. A ce moment, les plantes possédaient chacune cinq feuilles bien développées ; la sixième feuille, au-dessus de laquelle la tige se terminait par un bourgeon floral rudimentaire, était encore très petite. Au-dessous de la première feuille bien conformée, s'en trouvaient une ou deux réduites à leur gaine.

Dans le tableau ci-joint, je n'ai pas indiqué la surface des limbes foliaires ; les feuilles étant, en effet, découpées en de nombreux segments, j'ai préféré mesurer le diamètre transversal du lobe médian, ce qui donne une idée aussi exacte que les surfaces générales des feuilles, comme on peut se convaincre en examinant les figures (Pl. VI, L, B, R, V.) Comme pour les deux espèces précédentes, je donne également, dans le tableau suivant, les longueurs des pétioles des feuilles successives.

		LUMIÈRE ROUGE	LUMIÈRE VERTE	LUMIÈRE BLEUE
		millim.	millim.	millim.
1re feuille.	Limbe........	14	11	17
	Pétiole........	121	140	60
2e feuille.	Limbe........	19	11	20
	Pétiole........	125	151	72
3e feuille.	Limbe........	20	15	23
	Pétiole........	123	144	80
4e feuille.	Limbe........	19	11	20
	Pétiole........	96	126	66
5e feuille.	Limbe........	17	10	19
	Pétiole........	85	116	52

C'est donc encore la lumière bleue qui produit les limbes les plus grands, et c'est sous l'action de la lumière verte qu'ils sont les plus réduits. Les longueurs des pétioles varient en sens inverse ; par conséquent, ces parties de la

feuille se comportent comme des tiges et non comme des limbes.

Les courbes R, V, B de la figure 2, construites comme je l'ai indiqué précédemment, montrent la marche du dévelop-

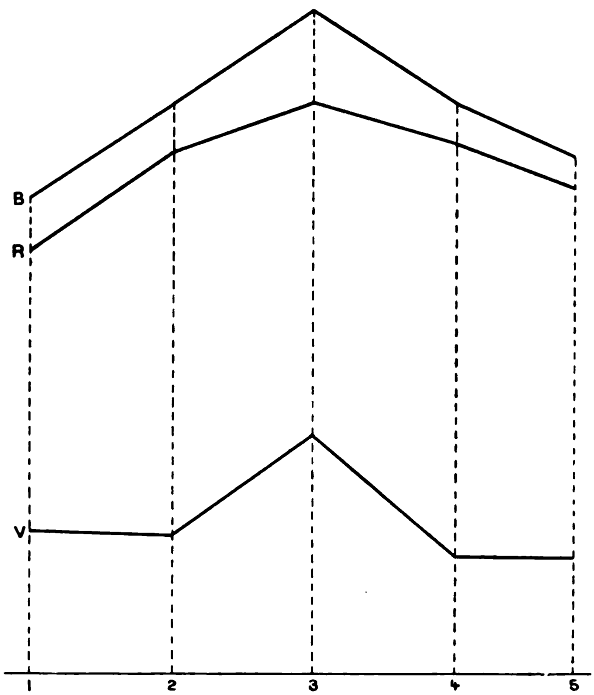


Fig. 2. — *Pæonia officinalis*; développement des feuilles; les chiffres placés le long de la ligne des abscisses indiquent les entre-nœuds successifs; la longueur des ordonnées est proportionnelle à la surface des feuilles correspondantes. — V, lumière verte; R, lumière rouge; B, lumière bleue.

pement des cinq feuilles successives dans les diverses lumières colorées. Comme dans les exemples que j'ai décrits précédemment, les feuilles cultivées derrière l'écran rouge se rapprochent beaucoup plus de celles qui ont poussé dans la lumière bleue que de celles éclairées par la lumière verte. Les courbes de la figure montrent cela nettement.

6. *Œnothera biennis* (Onagre).

Cette plante étant bisannuelle, j'ai pris un certain nombre de rosettes de première année, qui ont été mises dans des pots en automne. L'année suivante, j'ai cultivé cette plante sous l'action de trois lumières colorées, dont je me suis servi dans mes expériences; la culture a pris fin après cinquante-cinq jours, quand les individus exposés dans ces conditions avaient chacun 14 feuilles. Les feuilles de cette plante sont, comme on le sait, allongées-lancéolées, et leur limbe se rétrécit vers la base, pour passer insensiblement en pétiole. Comme pour l'espèce précédente, j'ai mesuré le diamètre transversal maximum des feuilles. D'autre part, la limite entre le limbe et le pétiole n'étant pas assez nette, je ne donne pas les longueurs de celui-ci.

Voici maintenant les résultats des mesures prises, en ce qui concerne le diamètre transversal du limbe.

Nº D'ORDRE DES FEUILLES	LUMIÈRE ROUGE	LUMIÈRE VERTE	LUMIÈRE BLEUE
	millim.	millim.	millim.
1	14	8	17
2	19	9	21
3	18	10	21
4	15	11	21
5	17	9	21
6	15	9	20
7	14	8	18
8	15	8	17
9	12	7	15
10	16	7	17
11	17	6	17
12	13	4	17
13	14	3	19
14	7	3	13

De l'examen de ce tableau et de la figure 3, qui montre la marche générale du développement de la feuille dans les trois

sortes de lumières, on constate les mêmes variations des

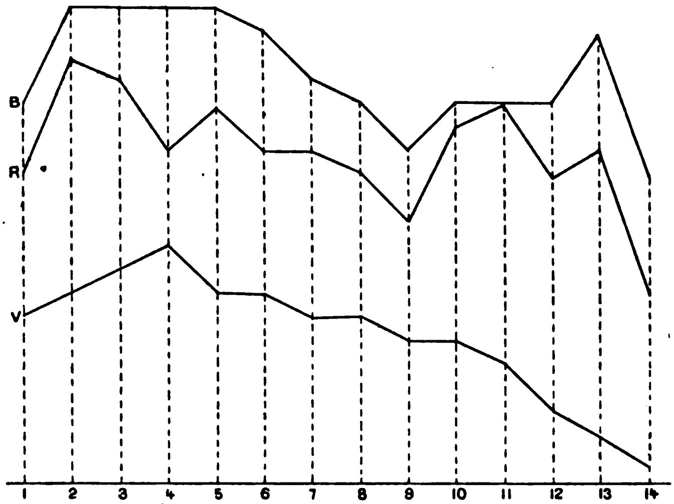


Fig. 3. — *Œnothera biennis*; développement des feuilles; les chiffres placés le long de la ligne des abscisses indiquent les entre-nœuds successifs; la longueur des ordonnées est proportionnelle à la surface des feuilles correspondantes. — V, lumière verte; R, lumière rouge; B, lumière bleue.

dimensions du limbe et du pétiole que dans les espèces de plantes précédemment décrites.

7. *Rubus fruticosus* (Ronce).

(Pl. VI, L_1, B_1, R_1, V_1, O.)

Le dernier exemple que je vais décrire au point de vue de la feuille, c'est la Ronce. Cette plante est d'autant plus intéressante que ses pétioles ne se comportent pas comme ceux des espèces précédentes.

Obscurité........	Diamètre transversal du limbe....	5	millim.
	Longueur du pétiole.............	30	—
Lumière blanche.	Diamètre transversal du limbe....	50	—
	Longueur du pétiole.............	100	—
— rouge....	Diamètre transversal du limbe....	40	—
	Longueur du pétiole.............	80	—
— verte....	Diamètre transversal du limbe....	18	—
	Longueur du pétiole.............	40	—
— bleue....	Diamètre transversal du limbe....	45	—
	Longueur du pétiole.............	90	—

On voit par ce tableau qu'au point de vue de la longueur, les pétioles de la Ronce se classent dans l'ordre croissant suivant : radiation totale, lumière bleue, lumière rouge, lumière verte, obscurité. Les tiges, au contraire, se classent, comme on le verra plus tard, dans l'ordre exactement inverse. Par conséquent, ici, les pétioles se comportent comme les limbes et non comme les tiges.

8. *Sempervirum tectorum* (Joubarbe des toits).

(Pl. V, R, V, B, L.)

On sait qu'en général, chez les plantes qui ont les feuilles groupées en rosette à la base de la tige, ces feuilles se disposent de manière que leur limbe soit horizontal (*Plantago major*, *Draba*, *Teesdalia*, *Capsella*, etc.). Cette position est déterminée par la lumière, dont l'effet, dans les conditions naturelles et pour un objet situé à la surface du sol, peut être considéré comme se faisant sentir verticalement. La preuve que cette disposition des feuilles radicales est due à l'action de la lumière, c'est que si on cultive les plantes à l'obscurité, comme ont fait beaucoup d'expérimentateurs, on constate que ces feuilles de la rosette prennent une direction verticale; elles sont donc, dans ce cas, négativement géotropiques.

Chez le *Sempervirum tectorum*, les feuilles étant très nombreuses et épaisses, ne peuvent se disposer toutes dans un plan horizontal; elles sont plus ou moins dressées. En outre, elles présentent une légère courbure et ont une face concave supérieure, et une autre convexe inférieure; elles sont donc, comme on dit, hyponastes.

Cette plante a été cultivée dans la terre; j'ai choisi dix rosettes, aussi égales que possible, et je les ai plantées dans des pots remplis d'un mélange de terre et de sable. Tous les individus ont été récoltés d'un même endroit, un rocher du jardin du Laboratoire de biologie végétale de Fontainebleau.

Après deux mois de culture, j'ai observé les plantes qui

ont été exposées aux différentes lumières colorées, en les comparant avec celles qui ont été laissées dans la lumière blanche. Je donne d'abord dans le tableau suivant, pour une dizaine de feuilles, en commençant par les plus grandes, qui sont les plus rapprochées de la base : 1° la longueur et la largeur ; 2° le rapport de la première de ces dimensions à la seconde ; 3° la surface — ou plutôt une quantité sensiblement proportionnelle à la surface, — obtenue en multipliant la longueur par la largeur.

NUMÉROS	LUM. BLANCHE		LUMIÈRE ROUGE		LUMIÈRE VERTE		LUMIÈRE BLEUE	
	Longueur de la feuille.	Largeur de la feuille.	Longueur de la feuille.	Largeur de la feuille.	Longueur de la feuille.	Largeur de la feuille.	Longueur de la feuille.	Largeur de la feuille.
	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.
1	22	10	28	6	32	6	24	8
2	22	8	27	6	30	6	24	8
3	21	9	27	7	27	8	24	8
4	21	9	23	9	27	6	24	7
5	21	9	25	5	24	6	23	9
6	21	9	22	8	24	5	23	9
7	21	9	22	7	24	8	23	9
8	20	9	20	8	22	8	23	8
9	20	9	20	8	22	8	»	»
10	»	»	20	8	»	»	»	»
Moyenne....	21	9	23	7	25	6	23	8
Surface.....	189mmq		161mmq		150mmq		184mmq	
Rapport de la longueur à la largeur.....	2,33		3,28		4,16		2,87	

Nous voyons en premier lieu par ce tableau, qu'en ce qui concerne la surface, l'effet des diverses lumières est le même chez les feuilles en rosette, que chez les feuilles ordinaires. C'est la lumière blanche qui produit la plus grande surface ; viennent ensuite la lumière bleue et la lumière rouge, et c'est enfin dans la lumière verte que les feuilles sont les plus petites.

En second lieu, la forme elle-même des feuilles varie un peu suivant la réfrangibilité de la lumière. Le rapport de

la longueur à la largeur est le plus petit dans la lumière ordinaire, et le plus grand dans la lumière verte; c'est-à-dire que dans les conditions ordinaires d'éclairement, la feuille a une forme élargie, tandis qu'elle tend à devenir plus élancée dans la lumière verte. Les cas intermédiaires pour le rapport de la longueur à la largeur de la feuille sont fournis dans l'ordre décroissant par la lumière rouge et la lumière bleue.

Enfin, comme on peut le voir par les figures (Pl. V, R, V, B, L), la différence de croissance entre la face supérieure et la face inférieure n'est pas la même et donne aux feuilles un aspect particulier. En effet, tandis que chez les feuilles de la lumière blanche la croissance de la face inférieure est plus grande que celle de la face supérieure, chez les feuilles qui ont été éclairées par les lumières colorées, on observe le contraire : c'est la face inférieure qui est concave, la face supérieure qui est convexe. Les feuilles sont donc hyponastes dans le premier cas, épinastes dans le second. En outre, l'épinastie n'est pas également accentuée dans les diverses lumières colorées : elle est le plus marquée dans le vert, le moins dans le bleu, tandis que dans le rouge le phénomène de l'épinastie présente un caractère intermédiaire.

Parmi les plantes ayant à la base de la tige une rosette de feuilles plus ou moins pétiolées, j'ai étudié particulièrement les *Valerianella*, *Lactuca* et *Barkhausia*. Partout on observe, aux diverses lumières, le même sens dans les variations de dimension du limbe et du pétiole, que chez la plupart des autres espèces étudiées. Dans l'exemple précédent (*Sempervirum*), les feuilles de la rosette, verticales et hyponastes à la radiation totale, deviennent horizontales et épinastes aux lumières colorées; ici, au contraire, les feuilles, qui dans les conditions naturelles d'éclairement sont horizontales, prennent une position plus ou moins verticale, suivant la nature des radiations.

En résumé :

1° Sous l'influence des radiations de différentes réfrangibilités, les feuilles des plantes que j'ai étudiées se comportent différemment;

2° Le limbe présente toujours le maximum de surface chez les plantes exposées à la lumière bleue; c'est sous l'action des radiations vertes que cette surface est la plus petite, tandis que dans la lumière rouge les limbes ont des surfaces intermédiaires. Ce sont par conséquent les feuilles des plantes qui poussent dans la lumière bleue qui se rapprochent le plus, par la surface de leurs limbes, des feuilles qui se sont développées à la lumière blanche; l'effet produit par la lumière verte se rapproche le plus de l'effet produit par l'obscurité ;

3° Quant à la longueur du pétiole, on peut distinguer deux groupes de plantes :

a. Chez la plupart des espèces que j'ai étudiées, les pétioles se comportent comme les tiges : les pétioles les plus longs appartiennent aux tiges les plus longues et aux limbes les plus réduits. Ce sont donc les radiations vertes qui produisent la plus grande taille, et les bleues la taille la plus courte; dans la lumière rouge, l'effet obtenu est intermédiaire. Exemples : *Pæonia*, *Œnothera*, etc.

b. Dans d'autres espèces, on observe précisément le contraire : les pétioles les plus longs appartiennent aux tiges les plus courtes et aux limbes les plus grands. C'est chez les plantes éclairées par la lumière verte qu'on trouve les pétioles les plus courts ; viennent ensuite, dans l'ordre croissant, la lumière rouge et la lumière bleue. Exemple : *Rubus fruticosus*, *Polygonum Fagopyrum*, *Ricinus*, etc.

La manière dont se comportent les pétioles dans ce dernier cas est-elle due à une propriété spéciale de ces organes chez les plantes citées, ou bien cela tient-il à la nutrition? Chez le Ricin, le Sarrasin, quand les feuilles et les cotylédons commencent à se développer, l'albumen est complètement consommé, et par conséquent dès ce

moment-là la plante doit suffire elle-même à son entretien. Or, comme la plante se développe mieux dans le bleu que dans le rouge, et dans le rouge mieux que dans le vert, on pourrait peut-être expliquer par une inégale élaboration de substances nutritives le fait en apparence contradictoire que les pétioles des plantes citées ne se comportent pas comme des tiges. D'ailleurs, si l'on compare des plantes qui ont poussé à l'obscurité avec celles qui ont été cultivées à la lumière totale, on peut distinguer, quant à leur pétiole, également deux groupes de plantes. Les unes dont le pétiole est plus long à l'obscurité qu'à la lumière (*Pæonia*, *Œnothera*, etc.), les autres dont les pétioles sont plus longs à la lumière que dans l'obscurité (*Ricinus*, *Polygonum Fagopyrum*, etc.).

La comparaison des deux schémas (I et II) de la figure 4

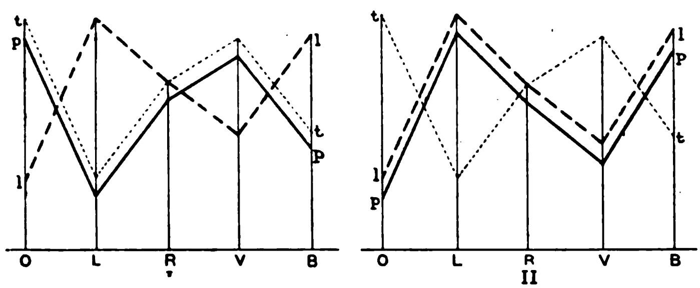


Fig. 4. — Développement de la tige et des diverses parties de la feuille; les ordonnées *t* indiquent les longueurs des tiges; les ordonnées *p*, les longueurs des pétioles; les ordonnées *l*, les surfaces des limbes, dans la lumière totale (L), à l'obscurité (O), aux lumières rouge (R), verte (V) et bleue (B). Les longueurs des tiges varient toujours en sens inverse des surfaces des feuilles; en I, les pétioles varient comme les tiges; en II, ils varient comme les limbes.

montre nettement le sens de la croissance du pétiole par rapport à la tige d'une part, au limbe de l'autre. Les ordonnées élevées aux points : O, L, R, V, B, sont respectivement proportionnelles aux dimensions des pétioles, des limbes et des tiges, à l'obscurité, dans la radiation totale, et dans les lumières rouge, verte, bleue. Les courbes *t*, *p*, *l* représentent la marche de la croissance de la tige, du pétiole et du limbe, en fonction des radiations. Les deux courbes *t*

(tige) et *l* (limbe) ont des allures exactement inverses; quant à ce qui concerne les pétioles, on voit qu'en I la courbe *p* (pétiole) est parallèle à la courbe *t*, tandis que en II elle est parallèle à la courbe *l* (limbe). Ainsi donc, les pétioles se comportent tantôt comme des tiges, tantôt comme des limbes.

4° Quand la plante présente à la base de la tige une rosette de feuilles charnues et dépourvues de pétiole, ces feuilles s'accroissent en longueur comme des tiges, mais l'effet est notablement moindre. Les feuilles les plus longues appartiennent aux plantes éclairées par la lumière verte, les plus courtes aux plantes ayant poussé derrière l'écran bleu, tandis que les feuilles éclairées par la lumière rouge présentent une longueur intermédiaire. En même temps, ces feuilles sont d'autant moins larges qu'elles sont plus longues. Elles se distinguent aussi par ce fait qu'au lieu d'être dressées et hyponastes, comme cela arrive sous la radiation totale, elles sont horizontales et toujours épinastes.

B. — Morphologie interne.

1. *Faba vulgaris* (Fève de marais).

Pour cette plante, et il en sera de même pour les autres que j'étudierai plus loin, je donne d'abord un tableau fournissant l'épaisseur des divers tissus de la feuille, et le nombre des stomates par unité de surface. Je décrirai ensuite, pour chaque espèce de lumière, les caractères morphologiques de ces tissus.

Dans l'estimation du nombre des stomates, j'ai pris pour unité la surface du champ microscopique, le grossissement étant le même; les épaisseurs des tissus sont données en millièmes de millimètre (μ).

	LUMIÈRE BLANCHE	LUMIÈRE ROUGE	LUMIÈRE VERTE	LUMIÈRE BLEUE
Épaisseur de la 1re assise palissadique..........	113	78	35	78
Épaisseur de la 2e assise palissadique..........	56	51	27	54
Épaisseur totale du tissu palissadique..........	169	129	62	132
Épaisseur du tissu lacuneux................	502	199	181	297
Épaisseur de la feuille..	671	337	297	332
Nombre des stomates par unité de surface. — A la face supérieure ..	3	5 à 6	8	4 à 5
Nombre des stomates par unité de surface. — A la face inférieure...	4	7	12	7

Voici maintenant les caractères morphologiques des divers tissus de la feuille, suivant la nature des radiations.

1° *Lumière blanche* (Pl. VII, L). — Pour nous faire une idée juste de l'influence que les différentes espèces de radiations ont sur la structure de la feuille, je décrirai, tout d'abord, la morphologie interne des feuilles des plantes qui ont été exposées à la lumière blanche, mais, à part cela, dans des conditions identiques que pour les plantes cultivées derrière les écrans colorés.

L'épiderme supérieur est composé de cellules en général isodiamétriques, quand elles sont vues en coupe transversale. Observées de face, ces cellules nous apparaissent allongées, avec un contour très sinueux et mélangées avec des stomates dont le nombre moyen par champ microscopique est de trois. Ces stomates mesurent 48 μ de longueur sur 32 μ de largeur.

Sous l'épiderme supérieur se trouve une première assise palissadique, composée de cellules cylindriques, et dont la longueur représente un quart de l'épaisseur totale de la feuille. La plupart de ces cellules sont cylindro-coniques, ayant leurs extrémités internes moins larges que les extrémités externes. Elles laissent entre elles de grands espaces

intercellulaires, qu'on peut voir sur les coupes transversales et surtout sur les coupes tangentielles.

La deuxième assise palissadique est formée de cellules ayant une forme assez irrégulière. Le caractère constant de ces cellules est d'avoir une base externe très large et s'appuyant, dans la plupart des cas, sur les extrémités internes de deux cellules palissadiques de l'assise externe. Les extrémités internes des cellules de la deuxième assise palissadique sont au contraire très rétrécies. Les méats de cette assise sont plus développés que ceux de l'assise précédente.

Le tissu lacuneux occupe la plus grande partie de l'épaisseur de la feuille; il est composé de cellules tout à fait irrégulières, présentant des prolongements de longueur variable, qui se juxtaposent pour former un réseau à mailles irrégulières. Le système aérifère est de beaucoup plus développé que dans le tissu palissadique, ce qu'on peut voir surtout sur les coupes tangentielles. Dans ce dernier cas, on peut constater que les trois quarts de l'unité de surface sont occupés par les lacunes.

L'épiderme inférieur est formé de cellules plus petites que celles de l'épiderme supérieur; elles sont en général isodiamétriques, à parois latérales tout aussi sinueuses que dans l'épiderme de la face supérieure. Les stomates mesurent 54 μ de longueur sur 32 μ de largeur; ils sont donc un peu plus allongés que ceux de la face supérieure de la feuille.

2° *Lumière rouge* (Pl. VII, R). — La première différence qu'on constate en observant les coupes transversales de la feuille, c'est que son épaisseur est, relativement au cas précédent, très réduite. Vues en coupes transversales, les cellules de l'épiderme supérieur se montrent conformées identiquement comme celles des plantes éclairées par la radiation totale. Mais si on observe l'épiderme de face, les cellules apparaissent moins allongées et avec des parois latérales moins ondulées. En même temps les stomates, dont le nom-

bre est plus grand par unité de surface, sont plus petites; ils n'ont que 40 μ de longueur et 27 μ de largeur. Remarquons que cette augmentation du nombre des stomates par unité de surface tient simplement à ce que la surface de la feuille est moins étendue et à ce que toutes les cellules épidermiques sont plus petites. Cela ne veut pas dire que le nombre total des stomates de la feuille est augmenté par la lumière rouge.

L'assise palissadique, qui vient immédiatement au-dessous de l'épiderme supérieur, occupe un quart de l'épaisseur totale de la feuille. Les cellules ne sont pas cylindro-coniques, comme chez les plantes cultivées dans la lumière blanche, et les espaces intercellulaires sont moins développés que dans ce dernier cas, comme on peut le constater sur les sections transversales et tangentielles de la feuille. La deuxième assise palissadique présente des cellules à peine plus longues que larges, et formant une assise régulière. Les espaces qu'elles laissent entre elles sont très petits.

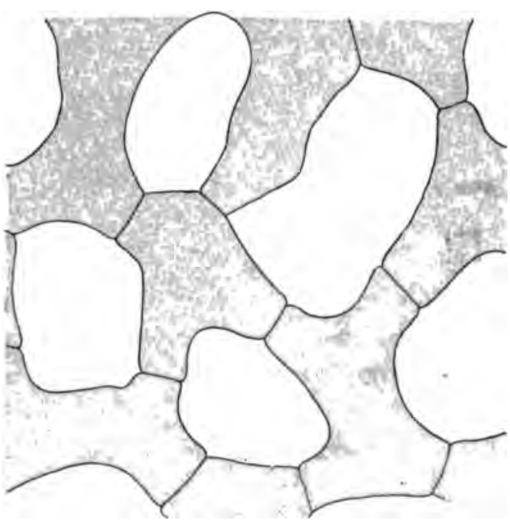


Fig. 5. — *Faba vulgaris.* — Tissu lacuneux vu de face (lumière rouge).

Le tissu lacuneux (fig. 5) (Pl. VII, R), occupe, ici aussi, la plus grande partie de l'épaisseur de la feuille; ses

cellules sont ovales, très peu irrégulières, et ne présentent pas des prolongements, comme chez les plantes exposées à la lumière blanche. Les espaces aérifères que ces cellules limitent sont moins développés que dans le cas précédent ; ce faible développement peut être constaté tant sur les coupes transversales que tangentielles ; ces espaces n'occupent d'ailleurs que deux tiers de l'unité de surface.

L'épiderme inférieur présente les mêmes particularités que l'épiderme supérieur, mais les stomates sont relativement plus longs que larges (51 μ de longueur sur 27 μ de largeur).

3° *Lumière verte* (Pl. VII, V). — L'épaisseur totale de la feuille est encore plus faible que chez les plantes qui ont poussé derrière l'écran rouge. Les rapports entre l'épiderme supérieur et l'épiderme inférieur restent les mêmes que dans les cas précédents, seulement les cellules épidermiques de la face supérieure ont leurs parois latérales beaucoup moins sinueuses. Les stomates, dont le nombre par unité de surface augmente, sont encore plus petits que dans la lumière rouge, leurs dimensions étant 40 μ de longueur sur 24 μ de largeur.

Ce qui frappe surtout quand on observe les coupes transversales d'une feuille qui a été éclairée par la lumière verte, c'est que tous ses tissus sont très compacts. En effet, l'assise palissadique, qui se trouve immédiatement sous l'épiderme supérieur, a ses cellules, dont la longueur atteint à peine la moitié de ce que nous avons vu dans la lumière rouge, intimement unies les unes aux autres ; à cause de ce fait, il n'existe presque pas d'espaces aérifères, ce qui est visible surtout dans les coupes tangentielles. D'autre part, cette première assise palissadique n'occupe que le huitième de l'épaisseur totale de la feuille.

Comparons maintenant, au point de vue du contenu, une de ces cellules avec les cellules de la même assise des plantes cultivées en lumière blanche. Dans ce dernier cas, on voit très bien dans l'intérieur de la cellule (Pl. VII, *l*)

un très grand nombre de chloroleucites ovales, à contour très net, franchement colorés en vert et disposés régulièrement dans la couche de protoplasma pariétal. Dans les cellules des plantes qui ont été exposées à la lumière verte (Pl. VII, *v*), l'emploi des mêmes réactifs colorants que précédemment ne décèle pas de leucites à contour net, comme ceux décrits plus haut; les contours restent vagues et le protoplasma paraît uniformément teinté. A l'état frais, aucun leucite n'est distinct. Ces observations sont applicables pour toutes les cellules du tissu assimilateur de la feuille.

La deuxième couche palissadique est encore plus régulière que dans la lumière rouge ; elle est formée de cellules polygonales ou ovales, un peu allongées perpendiculairement à la surface du limbe.

Le tissu lacuneux (fig. 6) (Pl. VII, V), présente chez

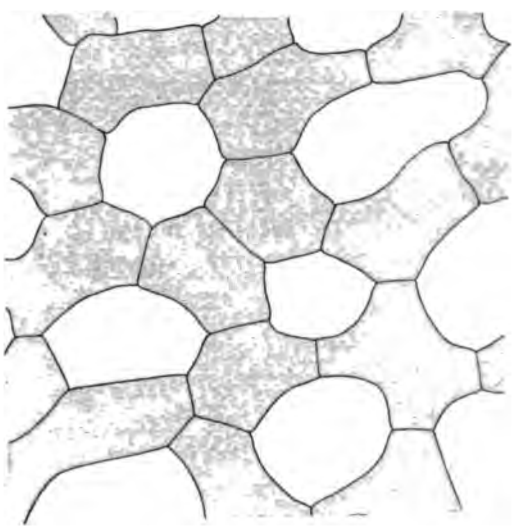


Fig. 6. — *Faba vulgaris.* — Tissu lacuneux vu de face (lumière verte).

les plantes éclairées par la lumière verte un aspect tout à fait caractéristique. Sur les coupes transversales, il est composé de cellules, qui sont pour la plupart allongées parallèlement à la surface de la feuille; entre ces cellules, il ne reste que

de très petits méats. Mais si on observe les coupes tangentielles, on constate que les cellules du tissu lacuneux sont faiblement ramifiées, et les espaces intercellulaires occupent à peu près la moitié de l'unité de surface.

L'épiderme inférieur présente entre ses cellules un plus grand nombre de stomates que chez les plantes qui ont poussé derrière l'écran rouge ; leurs dimensions sont : 40 μ de longueur, sur 24 de largeur.

4° *Lumière bleue* (Pl. VII, B). — Si nous examinons maintenant les plantes qui ont été éclairées par les radiations de la moitié la plus réfrangible du spectre, on constate qu'au point de vue de la structure de leurs feuilles elles présentent des caractères intermédiaires entre ceux que nous avons vus pour les plantes cultivées en lumière blanche et en lumière rouge.

L'épiderme supérieur, par la forme, les dimensions et le contour sinueux des parois latérales de ses cellules, se rapproche plus de celui des plantes éclairées par les radiations rouges. Les stomates, dont le nombre est de 4 à 5 par unité de surface, mesurent 40 μ en longueur et 27 μ en largeur.

L'assise palissadique sous-épidermique a la même épaisseur que dans le rouge, mais le système aérifère y est plus développé. Le contenu des cellules palissadiques se rapproche plus de celui des plantes qui ont été exposées à la lumière blanche, que de celui des plantes qui ont été exposées à la lumière rouge. En effet, chez les plantes de la dernière catégorie, les chloroleucites sont (Pl. VIII, *r*) en petit nombre, à contour et de grandeur irréguliers et disposés sans ordre. Chez les plantes de la lumière bleue, ces corpuscules sont plus nombreux, leur contour est ovale, régulier (Pl. VII, *b*) ; ils sont disposés régulièrement dans la couche du protoplasma pariétal et ils recouvrent à peu près toute la surface interne de la membrane cellulaire.

La deuxième assise palissadique a également la même épaisseur que dans la lumière rouge, mais ses cellules pré-

sentent la forme tronconique décrite chez les plantes éclairées par la lumière blanche. Leur extrémité externe, plus large, s'appuie souvent, en même temps, sur deux cellules de l'assise palissadique externe.

Le reste du mésophylle est formé par un tissu lacuneux nettement caractérisé, formé par des cellules irrégulièrement ramifiées et laissant entre elles de larges espaces aérifères. Ces espaces occupent plus de deux tiers de l'unité de surface (fig. 7) (Pl. VII, B).

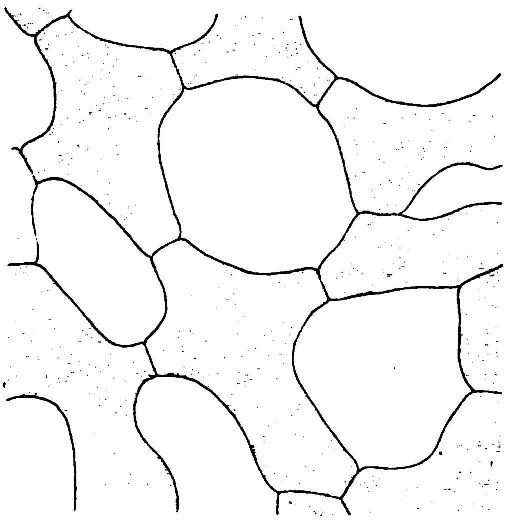


Fig. 7. — *Faba vulgaris*. — Tissu lacuneux vu de face (lumière bleue).

Les cellules de l'épiderme inférieur ont leurs parois latérales plus ondulées que dans la lumière verte, tout aussi ondulées que dans la lumière rouge, mais moins que dans la lumière blanche. Les stomates, dont le nombre est de 7 par unité de surface, mesurent 48 μ de longueur et 29 en largeur.

2. — *Arachis hypogæa.*

Le tableau suivant présente les dimensions des différentes assises cellulaires de la feuille, ainsi que le nombre des stomates par unité de surface du limbe.

	LUMIÈRE BLANCHE	LUMIÈRE ROUGE	LUMIÈRE VERTE	LUMIÈRE BLEUE
Épaisseur de la 1re assise palissadique..........	36	29	24	30
Épaisseur de la 2e assise palissadique..........	31	27	21	28
Épaisseur totale du tissu palissadique...........	67	56	45	58
Épaisseur du tissu lacuneux................	56	48	39	51
Épaisseur de la couche incolore..............	60	67	54	45
Épaisseur totale de la feuille...............	243	216	207	216
Nombre des stomates. Face supérieure...	12	18	20	13
Nombre des stomates. Face inférieure...	12	18	20	13

1° *Lumière blanche.* — Dans les cellules de l'épiderme supérieur, observées de face, on distingue un nombre variable de leucites, *uniformément* disposés dans la masse protoplasmique.

En coupe transversale, le tissu palissadique se montre formé de deux assises d'épaisseur à peu près égale, l'externe étant cependant composée de cellules un peu plus longues que l'interne, comme on peut en juger par le tableau précédent; la première assise a 1/6, la deuxième 1/7 de l'épaisseur totale de la feuille. Les cellules d'une même assise ne se touchent que très peu par leurs parois longitudinales : les espaces aérifères, qui facilitent les échanges gazeux, sont donc très développés.

Le tissu lacuneux, qui représente à peu près le quart de l'épaisseur de la feuille, est formé de cellules irrégulièrement arrondies, et les méats sont naturellement bien plus développés que dans le tissu palissadique.

Dans toutes les cellules du tissu assimilateur, on observe un contenu protoplasmique abondant et très granuleux, dans l'intérieur duquel se trouvent de nombreux chloro-

leucites, ovales, ayant un contour très net, et dispersés le long des parois.

Le reste de l'épaisseur du mésophylle, un quart à peu près, est formé par des cellules très grandes, incolores, un peu allongées parallèlement à la surface du limbe et laissant entre elles de très grandes lacunes.

2° *Lumière rouge.* — L'épiderme supérieur ne présente pas, par rapport au précédent, de différences importantes en ce qui concerne la forme des cellules ; mais il n'en est pas de même pour leur contenu. En effet, les leucites sont *groupés*

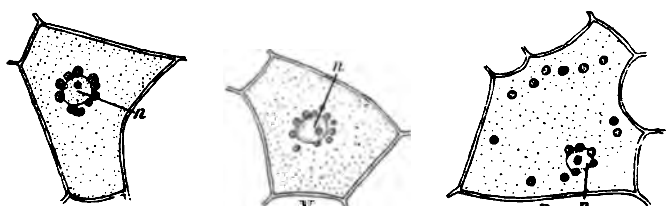


Fig. 8. — *Arachis hypogæa.* — Cellules épidermiques vues de face pour montrer la répartition des leucites : R, à la lumière rouge ; V, à la lumière verte ; B, à la lumière bleue ; *n*, noyau.

dans le protoplasma qui entoure le noyau (fig. 8, R), formant autour de celui-ci une sorte d'auréole. Le nombre des stomates par unité de surface est beaucoup plus grand que chez les plantes cultivées dans la lumière blanche (18 au lieu de 12).

La première assise palissadique n'a que 1/7 et la deuxième que 1/8 de l'épaisseur totale de la feuille ; leurs cellules se touchent par la plus grande partie de leurs faces longitudinales (fig. 9), de telle sorte que les espaces aérifères sont moins développés qu'à la lumière blanche.

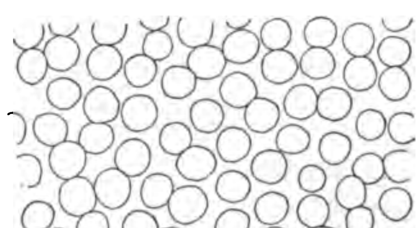


Fig. 9. — *Arachis hypogæa.* — Tissu palissadique vu de face (lumière rouge).

Le tissu lacuneux reste sans changement apparent, occupant toujours à peu près le quart de l'épaisseur de la feuille, mais la couche incolore est modifiée; relativement aux autres tissus, aussi bien qu'en valeur absolue, l'épaisseur de cette couche est plus grande que dans les plantes qui ont été exposées à la lumière blanche.

Les cellules du tissu assimilateur ont un contenu protoplasmique pauvre en granulations; les chloroleucites y sont vert pâle et disposés sans ordre dans l'intérieur de la cellule.

3° *Lumière verte.* — Dans les deux séries précédentes (lumière blanche, lumière rouge), les stomates présentent très tôt leur état définitif ; les deux cellules annexes y sont égales et la cellule mère primordiale du stomate est devenue indistincte. Au contraire, ce qui frappe surtout quand on examine l'épiderme des feuilles éclairées par la lumière verte, c'est l'état peu avancé du stomate : les cellules annexes y sont encore inégales, et le contour général de la cellule mère primordiale est nettement distinct.

Le nombre des stomates par unité de surface est plus grand encore qu'à la lumière rouge. Les leucites des cellules épidermiques affectent la même disposition en groupe autour du noyau (fig. 8, V), mais ces éléments sont plus petits que dans la lumière rouge et surtout dans la lumière blanche.

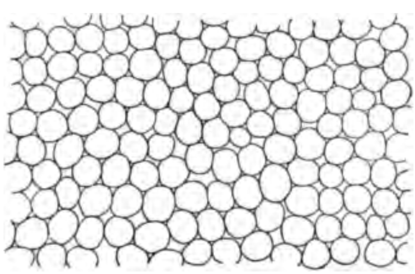


Fig. 10. — *Arachis hypogæa.* — Tissu palissadique vu de face (lumière verte).

Le tissu palissadique est encore moins développé que dans le cas précédent : c'est ainsi que la première assise n'a que 1/8, et la deuxième 1/9 de l'épaisseur de la feuille ; ce tissu est compact et ne laisse presque pas d'espaces aérifères entre ses cellules (fig. 10).

Quant au tissu lacuneux, il perd son principal carac-

tère et cesse presque d'être lacuneux, tant les espaces intercellulaires sont peu développés; il n'a que 1/5 de l'épaisseur de la feuille. Dans le tissu assimilateur, l'emploi des mêmes réactifs colorants que précédemment ne décèle pas de leucites à contour net, comme ceux décrits plus haut ; les contours restent vagues et le protoplasma paraît uniformément teinté. A l'état frais, aucun leucite n'est distinct.

Enfin l'assise de cellules incolores acquiert ici une épaisseur relative encore plus grande que dans la lumière rouge (un tiers de celle de la feuille).

4° *Lumière bleue.* — L'épiderme supérieur présente des caractères intermédiaires entre ceux que nous avons vus dans la lumière rouge et la lumière blanche, et le nombre des stomates est à peu près le même que dans ce dernier cas. Quoique la plupart des leucites soient rassemblés dans le protoplasma périnucléaire, on en observe cependant un assez grand nombre dispersés dans le reste de la cellule (fig. 8, B).

Le tissu palissadique est, relativement à l'épaisseur de la feuille, un peu plus développé que dans la lumière rouge, la première assise ayant 1/7, le deuxième 1/8 de cette épaisseur. Il en est de même pour les espaces aérifères.

Le tissu lacuneux représente un quart de l'épaisseur de la feuille.

Le contenu des cellules assimilatrices est abondant, granuleux ; les chloroleucites ont un contour net, et ils sont dispersés, pour la plupart, régulièrement le long des parois. L'épaisseur relative de l'assise incolore est plus réduite que dans la lumière rouge.

Par ce qui précède, on voit que le développement des tissus de la feuille d'*Arachis*, sous l'influence des radiations de différentes réfrangibilités, varie dans le même sens que pour la Fève. Après la lumière blanche, c'est encore dans les lumières rouge et bleue que le tissu assimilateur (surtout palissadique) et les espaces aérifères acquièrent le plus grand développement, tandis que sous l'action des radiations vertes ce développement est beaucoup plus faible. Le nombre des

stomates par unité de surface est au contraire plus grand chez les plantes éclairées par la lumière verte, plus faible chez les plantes exposées à la lumière rouge et surtout à la lumière bleue.

En outre, on trouve dans la feuille de cette plante un autre tissu qui subit des modifications différentes dans les diverses lumières colorées ; c'est le tissu incolore, constitué de très grandes cellules qui se trouvent sous l'épiderme inférieur : son épaisseur atteint le plus grand développement relatif dans la lumière verte.

A remarquer aussi la disposition des leucites dans les cellules épidermiques ; dans les lumières rouge et verte, ces corpuscules sont tous groupés dans le protoplasma qui entoure le noyau, formant autour de celui-ci une sorte d'auréole, tandis que dans la lumière bleue on en observe, en outre, un assez grand nombre dispersés dans le reste de la cellule. Il y a peut-être une relation entre la dispersion des leucites et la présence de l'amidon dans les cellules ; en effet, M. Arthur Meyer (1) a observé que dans le parenchyme de réserve des Angiospermes les « anaplastes » se trouvent uniformément répartis dans le protoplasma, quand les cellules contiennent des granules d'amidon ; mais après la dissolution de ceux-ci, les « anaplastes » se groupent (pour la plupart du moins) autour du noyau. Ce botaniste a observé le fait surtout dans l'*Iris*, l'*Adoxa Moschatellina* et l'*Orchis fusca*.

3. *Ricinus sanguineus* (Ricin sanguin).

Au bout de vingt-deux jours de végétation, cette plante n'avait pas encore de feuilles, ou du moins celles-ci étaient très petites ; j'ai étudié les cotylédons qui étaient très bien développés et présentaient un mésophylle bien caractérisé. Le tableau comparatif des dimensions des différentes régions et le nombre des stomates est le suivant :

(1) Arthur Meyer, *Das Chlorophyllkorn*. Leipzig, 1883, p. 55.

	LUMIÈRE BLANCHE	LUMIÈRE ROUGE	LUMIÈRE VERTE	LUMIÈRE BLEUE
Épaisseur du tissu palissadique	94	59	54	62
Épaisseur du tissu lacuneux	202	143	108	150
Épaisseur totale de la feuille	346	256	218	297
Nombre des stomates par unité de surface. Face supérieure...	2	6	10	6
Nombre des stomates par unité de surface. Face inférieure...	2	6	10	6

1° *Lumière blanche.* — Vu de face, l'épiderme supérieur des cotylédons se présente composé de cellules à parois latérales ondulées ; entre les cellules ordinaires, on en observe d'autres un peu plus grandes, ayant un aspect glanduleux, à contenu plus abondant et plus granuleux ; autour d'elles, les autres cellules épidermiques sont disposées radialement, ce qu'on peut bien voir en regardant l'épiderme de face. Dans ce dernier cas, les cellules glanduleuses peuvent être distinguées non seulement grâce à leur contenu, mais encore par le fait que la surface de leurs parois externes est bien plus petite que celle des autres cellules épidermiques. Sur les coupes transversales, ces cellules particulières sont moins faciles à distinguer.

Le tissu palissadique n'est représenté que par une seule assise de cellules, mais elle est relativement très épaisse, occupant un quart de l'épaisseur du cotylédon. Les cellules palissadiques sont cylindriques ; elles laissent, entre elles, des espaces aérifères assez développés, et sont pleines de chloroleucites discoïdaux à contours très nets.

Le tissu lacuneux est également très bien caractérisé ; ses cellules sont irrégulièrement étoilées, et les méats sont très bien développés. Si on observe les coupes transversales ou tangentielles, on constate que les espaces aérifères occupent 2/3 de la surface. Le tissu lacuneux représente

à peu près la moitié de l'épaisseur totale du cotylédon.

L'épiderme inférieur possède le même nombre de stomates par unité de surface, les mêmes cellules glanduliformes, que l'épiderme supérieur, mais les parois latérales de ses cellules sont plus sinueuses.

2° *Lumière rouge.* — Les cellules de l'épiderme supérieur ont leurs parois relativement très peu onduleuses ; les cellules glanduleuses, que j'ai décrites plus haut, sont, chez les plantes éclairées par les radiations rouges, beaucoup plus grandes relativement aux autres cellules épidermiques, ce qu'on peut voir en regardant les cotylédons aussi bien de face qu'en coupe transversale. Dans ce dernier cas, on peut se convaincre que les cellules glanduliformes se prolongent beaucoup au-dessous du niveau de l'épiderme, et que leurs extrémités internes, c'est-à-dire tournées vers le centre du mésophylle, font saillie dans le tissu palissadique ; à cause de cela, les cellules de ce tissu sont moins longues à l'endroit des cellules glanduleuses. Sur l'unité de surface, on peut compter trois fois plus de stomates que chez les plantes qui ont été cultivées à la lumière blanche.

L'assise palissadique représente, comme dans le cas précédent, un quart de l'épaisseur du cotylédon, mais ses cellules sont seulement moitié moins longues. Ces cellules sont intimement unies les unes aux autres, formant un tissu compact dans lequel les espaces aérifères sont très peu développés.

Le tissu lacuneux, qui occupe à peu près la moitié de l'épaisseur du cotylédon, commence par une assise compacte, composée de cellules isodiamétriques, au-dessous de laquelle viennent plusieurs autres assises de cellules irrégulièrement arrondies, un peu allongées parallèlement à la surface de la feuille. Ces cellules ne présentent pas des portions étroites et allongées aussi marquées que dans la lumière blanche, surtout en coupe transversale. Les espaces intercellulaires, facilitant les échanges gazeux, sont donc beaucoup moins grands, comparativement à ce que nous avons vu dans les cotylédons des plantes exposées à la lumière blanche.

L'épiderme inférieur a les mêmes caractères que l'épiderme supérieur.

3° *Lumière verte.* — Les cellules glanduleuses de l'épiderme supérieur sont ici encore plus grandes relativement aux cellules environnantes. Elles ont la forme de grandes vésicules, et la surface de leur paroi externe est même plus grande que celle des autres cellules épidermiques. Au-dessous de chaque cellule glanduleuse, on voit 8 à 9 cellules palissadiques, au lieu de 6 à 7 comme dans la lumière rouge, et de 4 comme dans la lumière blanche. Le nombre des stomates, par unité de surface, est cinq fois plus grand qu'en lumière blanche, et deux fois plus qu'en lumière rouge.

Par rapport à l'épaisseur du cotylédon, le tissu palissadique représente, comme dans les deux cas précédemment décrits, un quart de cette épaisseur, mais son développement est moins avancé. Les cellules sont, en valeur absolue, moins longues encore que dans la lumière rouge.

Le tissu lacuneux occupe la moitié de l'épaisseur du cotylédon; il est constitué de cellules isodiamétriques, ou bien un peu plus allongées perpendiculairement à la surface de la feuille ; ces cellules sont accollées par leurs parois, de manière qu'il ne reste que de très petits espaces aérifères aux angles.

Dans tout le tissu assimilateur, les chloroleucites ne sont pas visibles, ni sur des coupes fraîches, ni dans celles qui ont été traitées par des réactifs colorants.

4° *Lumière bleue.* — Les épidermes possèdent les mêmes particularités que dans la lumière rouge, mais le reste de la feuille présente des caractères intermédiaires entre ceux que l'on a trouvé pour la lumière rouge et la lumière blanche.

C'est ainsi que le tissu palissadique, quoiqu'il occupe toujours le quart de l'épaisseur de la feuille, a ses cellules plus longues et les espaces aérifères plus grands que chez les plantes éclairées par les radiations rouges.

Tandis que dans les deux cas précédents, et surtout dans la lumière verte, les cellules du tissu lacuneux étaient à peu

près régulièrement isodiamétriques, ou un peu ovales, ici, dans les plantes éclairées par les radiations bleues, les cellules du tissu lacuneux sont tout à fait irrégulières ; elles ont des prolongements plus ou moins longs, qui limitent des lacunes assez développées.

Ce qui est caractéristique pour les cotylédons du Ricin, c'est la manière dont se comportent les chloroleucites sous l'action des différentes radiations. Tandis qu'à la lumière blanche, comme je l'ai indiqué plus haut, ces corpuscules sont très nets, il est impossible de les voir, en employant les mêmes réactifs, chez les plantes éclairées par les lumières rouge, verte et même bleue. Les différences pour les diverses lumières se manifestent cependant au point de vue du contenu protoplasmique, qui est très pauvre sous les radiations vertes, plus riche à la lumière rouge, et surtout à la lumière bleue.

En résumé, les divers tissus du cotylédon du Ricin se comportent de la même manière, sous l'influence de diverses lumières colorées, que ceux des feuilles des plantes précédemment décrites.

4. *Lupinus albus* (Lupin blanc).

Les principaux résultats, quant aux dimensions des différentes assises de cellules et au nombre des stomates par unité de surface, sont consignés dans le tableau ci-joint.

Les caractères morphologiques des divers tissus sont les suivants :

1° *Lumière blanche* (fig. 11). — Les feuilles de cette plante ont une partie des cellules de leur épiderme inférieur prolongées sous forme de poils unicellulaires. Les autres cellules sont en général isodiamétriques, quelques-unes un peu aplaties. Toutes les cellules de l'épiderme supérieur sont, au contraire, plus larges que hautes. Mais, tandis que la paroi externe des cellules de ce dernier épiderme est plane ou très

peu bombée, celle des cellules de l'épiderme opposé est en général papilleuse.

Le tissu assimilateur palissadique est composé de trois assises d'inégale épaisseur. L'assise externe occupe 1/6 de

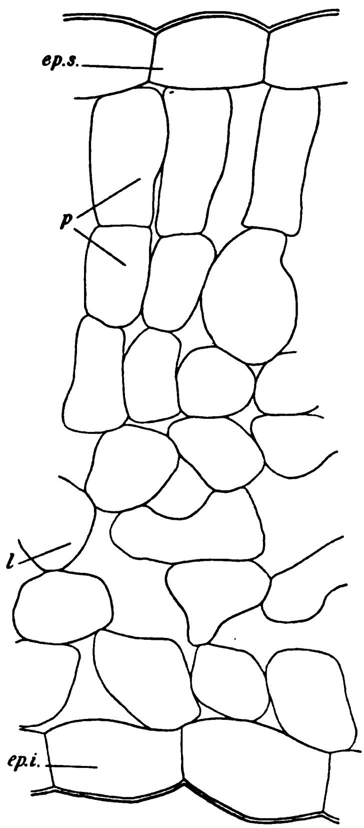


Fig. 11. — *Lupinus albus.* — Feuille à la lumière blanche; *ep.s*, épiderme supérieur; *p*, parenchyme en palissade; *l*, tissu lacuneux; *ep.i.*, épiderme inférieur.

l'épaisseur totale de la feuille ; ses cellules ne sont pas toutes de même longueur. La deuxième assise palissadique occupe 1/8, et la troisième 1/9 de l'épaisseur de la feuille. Cette dernière assise, qui est formée de cellules très peu allongées perpendiculairement à la surface de la feuille, fait le passage du tissu palissadique au tissu lacuneux sous-jacent.

Celui-ci forme un peu plus de la moitié de l'épaisseur du mésophylle ; ses cellules sont irrégulières et non disposées en assises ; il reste entre elles de larges espaces aérifères.

Dans toutes les cellules du mésophylle, les chloroleucites ont un contour très net, et dans les cellules palissadiques ils sont disposés régulièrement le long des parois latérales.

	LUMIÈRE BLANCHE	LUMIÈRE ROUGE	LUMIÈRE VERTE	LUMIÈRE BLEUE	OBSCURITÉ
Épaisseur de la 1re assise palissadique	56	27	22	37	13
Épaisseur de la 2e assise palissadique	40	22	18	29	13
Épaisseur de la 3e assise palissadique	35	22	18	24	13
Épaisseur totale du tissu palissadique	131	71	58	90	39
Épaisseur du tissu lacuneux	167	75	75	114	48
Épaisseur de la feuille	352	210	195	271	121
Nombre des stomates par unité de surface. Face supérieure	10	26	30	20	35
Nombre des stomates par unité de surface. Face inférieure	14	31	38	25	42

2° *Lumière rouge* (fig. 12). — Si nous comparons la structure des feuilles des plantes qui ont été cultivées en lumière blanche avec celle des plantes qui ont été exposées à l'action des radiations de différentes réfrangibilités, on constate tout d'abord que, de trois assises palissadiques, l'externe seule conserve son caractère propre ; les deux autres ont perdu, à un degré plus ou moins grand, leur aspect palissadique.

Si nous nous rapportons au tableau ci-joint, on peut y voir que, dans la lumière rouge, la première assise palissadique occupe 1/7 seulement de l'épaisseur de la feuille ; la deuxième et la troisième représentent chacune 1/9 de cette même épaisseur.

Le tissu lacuneux est composé de cellules aplaties parallèlement à la surface de la feuille. Elles sont généralement

ovales, disposées en assises régulières, et laissent peu de méats entre elles.

En ce qui concerne les chloroleucites, ils sont moins nombreux que dans la lumière blanche, tant pour le tissu palissadique que pour le tissu lacuneux. Ces corpuscules sont à peu près de même grandeur et leurs contours sont tout aussi nets que chez les plantes éclairées par la radiation totale. Mais ils sont moins verts dans les cellules vivantes, et dans les cellules traitées par des réactifs ils prennent une coloration moins intense.

Les cellules épidermiques, aussi bien de la face supérieure que de la face inférieure, sont très papilleuses, comme on peut le voir par la figure; la portion papilleuse occupe le tiers jusqu'à la moitié de la hauteur de la cellule.

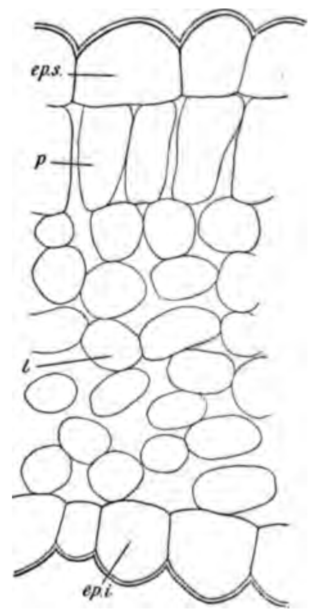


Fig. 12. — *Lupinus albus*. — Feuille à la lumière rouge; *ep.s.*, épiderme supérieur; *p*, parenchyme en palissade; *l*, tissu lacuneux; *ep.i.*, épiderme inférieur.

3° *Lumière verte* (fig. 13). — Vus en coupe transversale, les épidermes inférieur et supérieur ne présentent pas de différences notables par rapport à celles que nous avons signalées chez les plantes qui ont poussé derrière l'écran rouge. Mais il n'en est pas de même si l'on observe ces épidermes de face : les cellules sont beaucoup plus petites dans la lumière verte; leur nombre, ainsi que le nombre des stomates par unité de surface, est bien supérieur à celui du cas précédent.

L'assise palissadique externe occupe 1/8 de l'épaisseur totale de la feuille. Ses cellules sont intimement réunies par leurs parois longitudinales, ce qui fait que les espaces aérifères, nécessaires à la circulation des gaz, sont

très réduits. Ces cellules présentent, sur une coupe parallèle au limbe, une base carrée, un peu arrondie aux angles; elles sont par conséquent prismatiques et non cylindriques, comme dans les deux cas précédents. Les chloroleucites sont encore moins nombreux que chez les plantes exposées à l'influence de la lumière rouge.

La deuxième et la troisième assise palissadique occupent chacune 1/10 de l'épaisseur de la feuille. Le tissu lacuneux est encore plus compact, ses cellules plus régulières et disposées en assises plus nettes que dans la lumière rouge.

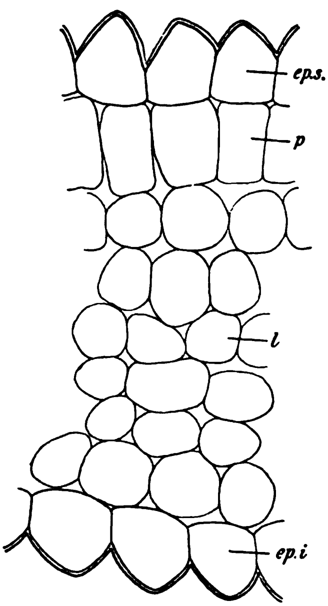


Fig 13. — *Lupinus albus*. — Feuille à la lumière verte; *ep.s.*, épiderme supérieur; *p*, parenchyme en palissade; *l*, tissu lacuneux; *ep.i.*, épiderme inférieur.

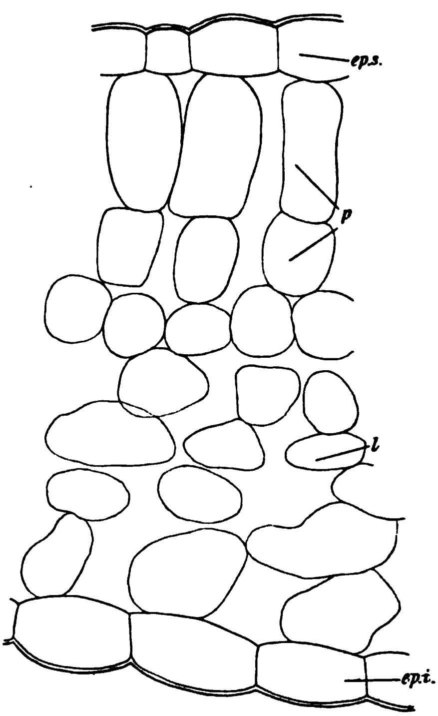


Fig. 14. — *Lupinus albus*. — Feuille à la lumière bleue; *ep.s.*, épiderme supérieur; *p*, parenchyme en palissade; *l*, tissu lacuneux; *ep.i.*, épiderme inférieur.

4° *Lumière bleue* (fig. 14). — Les feuilles de la lumière bleue sont celles qui se rapprochent le plus, tant par leur

structure que par leur épaisseur, de celles des plantes cultivées en lumière blanche. Les cellules épidermiques de l'une et l'autre face n'ont pas leurs parois externes si papilleuses que dans la lumière rouge et verte. Le tissu palissadique laisse entre ses cellules de larges espaces aérifères; il est un peu plus développé que chez les plantes éclairées par la lumière rouge, quant aux dimensions absolues et relatives de ses diverses assises. Par leur disposition régulière le long des parois longitudinales et par leur nombre, ainsi que par leur grosseur, les chloroleucites se rapprochent plus de ceux des plantes cultivées en lumière blanche.

Les stomates, aussi bien de la face supérieure que de la face inférieure, sont plus grands et leur nombre, par unité de surface, est plus petit que dans les deux cas précédemment décrits.

5° *Obscurité* (fig. 15). — Les plantes qui ont poussé à l'obscurité présentent les caractères connus. A remarquer que les cellules de l'épiderme ont leurs parois externes à peu près planes, comme à la lumière blanche, et non papilleuses, comme chez les plantes éclairées par les différentes lumières colorées. Nous verrons plus loin quelle importance il faut attacher à ce caractère.

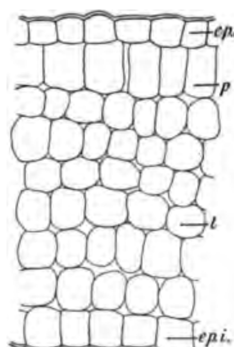


Fig. 15. — *Lupinus albus*. — Feuille à l'obscurité; *ep.s.*, épiderme supérieur ; *p*, parenchyme en palissade ; *l*, tissu lacuneux ; *ep.i.*, épiderme inférieur.

Le mésophylle est un tissu absolument compact, les diverses assises ont toutes à peu près la même épaisseur, et les cellules sont isodiamétriques, à l'exception de celles de l'assise palissadique sous-épidermique, qui sont plus longues que larges.

Les stomates sont trois fois plus nombreux, par unité de surface, et ils sont beaucoup plus petits que dans la lumière blanche.

Remarque. — A cause du développement très différent

des lacunes dans les diverses lumières, il peut être intéressant, pour apprécier l'importance relative d'un tissu, de considérer non pas son épaisseur, mais le volume de ses cellules. Pour arriver d'une manière précise à ce résultat, je procède de la manière suivante. Je dessine les coupes à la chambre claire, et je les photographie sur une plaque de verre. Je puis alors projeter ces reproductions sur une grande feuille de papier et tracer les contours des cellules. Sur ces grands dessins, je puis évaluer directement les surfaces occupées par l'ensemble des tissus que je compare. Je puis encore découper chaque cellule; le poids de la partie découpée est évidemment proportionnel à la surface de la cellule correspondante. Ces données me permettent de déterminer le développement relatif du tissu palissadique et du tissu lacuneux, en laissant les méats de côté.

On peut ainsi se rendre compte que l'épaisseur plus grande de la feuille (dans le bleu que dans le vert par exemple), n'est pas due seulement à l'augmentation du système aérifère.

A ne considérer que le volume de l'ensemble des cellules, ce volume est plus grand dans le premier cas que dans le deuxième, abstraction faite des lacunes.

Les résultats obtenus, quant à la morphologie interne de la feuille, peuvent être résumés de la manière suivante :

1° Les diverses lumières colorées dont je me suis servi sont moins favorables au développement des tissus de la feuille que la lumière totale;

2° Les épaisseurs des tissus palissadique et lacuneux, ainsi que la largeur moyenne des lacunes aérifères, ont un minimum de développement dans le vert. Ces diverses dimensions sont plus grandes dans le rouge, et plus grandes encore dans le bleu. Le développement du tissu assimilateur et du système aérifère varie donc dans le même sens

que l'action retardatrice des différentes radiations sur la croissance de la tige ;

3° Les chloroleucites présentent, quant à leur volume, leur nombre et leur disposition, des variations analogues à celles énoncées pour le tissu assimilateur : ils sont dans la lumière verte plus petits, moins nombreux, à contours vagues, disposés sans ordre dans la cellule et sont moins verts que dans les lumières bleue et rouge. Dans ces dernières lumières, les chloroleucites sont toujours nettement visibles, plus grands et disposés plus régulièrement le long des parois de la cellule. Ils sont plus gros et plus verts dans le bleu que dans le rouge, dans celui-ci plus que dans le vert ;

4° Le nombre des stomates par unité de surface est plus grand dans le vert que dans le rouge et dans le rouge plus grand que dans le bleu. Mais cela ne veut pas dire que le nombre total des stomates est plus grand sur une feuille qui a été éclairée par la lumière verte que sur une feuille qui a poussé dans le rouge ou dans le bleu. Ce nombre est en réalité le même pour les trois espèces de lumières colorées, parce que les cellules se divisent avec la même rapidité, et par conséquent le nombre total des cellules est, approximativement, le même dans les trois sortes de feuilles, comme je l'ai constaté par des mesures spéciales. Cela est d'ailleurs en concordance avec les faits observés, en comparant les feuilles étiolées avec les feuilles cultivées en pleine lumière : il y a beaucoup plus de stomates par unité de surface dans le premier cas que dans le second. Or, Prantl (1) a montré que chez la feuille qui se développe dans une obscurité complète, et qui a son limbe très réduit, il se fait un grand nombre de divisions cellulaires. Sur la largeur de la feuille primordiale de *Phaseolus*, le nombre des cellules s'élevait, en effet, dans la graine non germée à 343, chez la plante étiolée de 1 375 à 2 571, chez la plante verte normale de 1 429 à 2 273.

(1) Prantl, *Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg*, fasc. III, p. 384.

CHAPITRE II

RACINE.

A. — Morphologie externe.

On sait que la radiation totale et équilatérale a une influence variable sur la croissance de la racine. Trois cas différents ont, en effet, été constatés. Le plus souvent, cette action est nulle, c'est-à-dire que les racines, qu'elles aient poussé à la lumière ou à l'obscurité, ont sensiblement la même longueur. Parfois, comme l'ont constaté Strehl (1), F. Darwin (2) et Devaux (3), la radiation totale retarde la croissance de la racine, qui alors est plus longue à l'obscurité qu'à la lumière. Plus rarement enfin, conformément aux observations de Famintzine (4) et Lasaref (5), relatives au *Lepidium sativum*, c'est à la lumière que la racine est la plus longue, contrairement à ce qui arrive pour les tiges de cette même plante.

J'ai observé moi-même ces trois cas, soit pour les plantes citées par les auteurs précédents, soit pour d'autres espèces.

Toutes les plantes sur lesquelles ont porté mes observations ont été cultivées dans une solution nutritive (liqueur de Knop). Ces cultures ont été faites de manière que les échantillons étaient exposés entièrement, racine et tige, soit à l'obscurité, soit à la lumière.

Dans les tableaux qui suivent, j'ai consigné en même temps la durée de la végétation. Il est en effet important d'arrêter les expériences au moment où les réserves de la graine sont épuisées, car, après ce moment, l'assimilation

(1) Strehl, *Untersuchungen ueber das Längenwachstum der Wurzel*, 1874.
(2) Fr. Darwin, *Arbeiten des bot. Inst. Würzburg*, Bd IV, 1880, p. 521.
(3) Devaux, *De l'action de la lumière sur les racines* (Bull. Soc. bot. de France, 1888, p. 305).
(4) Famintzine, *Mélanges biologiques*. Saint-Pétersbourg, t. VIII.
(5) Lasaref, in *Botanischer Jahresbericht*, Bd II, p. 775.

chlorophyllienne des plantes exposées à la lumière étant le facteur le plus important dont dépend la vie de la plante, fait que les conditions de deux sortes de plantes ne sont plus comparables. C'est ainsi que pour une espèce, par exemple, les racines sont au début plus longues à l'obscurité qu'à la lumière. Mais, dès que les réserves des cotylédons sont épuisées, l'assimilation chlorophyllienne produit naturellement une plante beaucoup plus vigoureuse, et il n'est pas étonnant, dès lors, que les racines elles-mêmes deviennent plus longues à la lumière qu'à l'obscurité. Mais, comme on le voit, c'est un phénomène d'un autre ordre, relatif à une nouvelle phase de la vie de la plante, phase que nous n'étudions pas.

Ceci posé, les tableaux suivants fournissent les résultats que j'ai obtenus.

1. *Plantes dont les racines ont à peu près la même longueur à la lumière qu'à l'obscurité.*

	LONGUEUR MOYENNE DES RACINES A LA LUMIÈRE.	LONGUEUR MOYENNE DES RACINES A L'OBSCURITÉ.
Ricinus sanguineus (11 jours).....	230 millim.	232 millim.
— (22 jours)....	245 —	250 —
Vicia sativa (8 jours)............	150 —	145 —
— (18 jours).......	166 —	159 —

2. *Plantes dont les racines sont plus longues à l'obscurité qu'à la lumière.*

	LONGUEUR MOYENNE DES RACINES A LA LUMIÈRE.	LONGUEUR MOYENNE DES RACINES A L'OBSCURITÉ.
Lupinus albus (47 jours).........	152 millim.	360 millim.
Faba vulgaris (30 jours).........	199 —	262 —
Phaseolus multiflorus (33 jours)...	185 —	220 —

3. *Plantes dont les racines sont plus courtes à l'obscurité qu'à la lumière.*

	LONGUEUR MOYENNE DES RACINES A LA LUMIÈRE.	LONGUEUR MOYENNE DES RACINES A L'OBSCURITÉ.
Lepidium sativum (10 jours)......	115 millim.	25 millim.

On voit donc que, suivant la plante, les effets de la lumière sont très différents, même opposés. Cela ne serait-il pas dû à ce que les diverses radiations qui composent la lumière blanche n'ont pas le même effet sur toutes les espèces? Pour essayer de répondre à cette question, étudions à diverses lumières monochromatiques les plantes dont nous avons parlé plus haut.

Dans la première catégorie, celles où les racines ont à peu près la même longueur à la lumière et à l'obscurité, nous avons trouvé par exemple *Vicia sativa*. Cultivons cette plante dans les lumières rouge, verte et bleue. Nous trouvons qu'au bout de vingt-deux jours les racines ont respectivement les longueurs suivantes :

Lumière rouge...........	135	millimètres.
— verte............	132	—
— bleue...........	140	—

En un mot, les diverses radiations produisent des longueurs sensiblement égales.

Pour la seconde catégorie, comparable à celle où les racines sont plus longues à l'obscurité qu'à la lumière, les tableaux suivants nous fournissent les résultats obtenus pour les lumières colorées.

1. *Phaseolus multiflorus* (16 août-6 septembre).

Nature des radiations.	Longueur de la racine.
Lumière rouge	90 millimètres.
	95 —
	90 —
	100 —
Moyenne	93 —
Lumière verte	140 —
	125 —
	80 —
	90 —
	100 —
Moyenne	107 —
Lumière bleue	70 —
	80 —
	90 —
	75 —
Moyenne	78 —

2. *Faba vulgaris* (6-30 juillet).

Nature des radiations.	Longueur de la racine.
Lumière rouge	220 millimètres.
	225 —
	270 —
Moyenne	238 —
Lumière verte	300 —
	220 —
	260 —
Moyenne	260 —
Lumière bleue	180 —
	220 —
	190 —
Moyenne	196 —

3. *Polygonum Fagopyrum* (19 août-2 septembre).

Nature des radiations.	Longueur de la racine.
Lumière rouge	100 millimètres.
	110 —
	120 —
	115 —
	105 —
	90 —
	100 —
Moyenne	106 —
Lumière verte	135 —
	115 —
	130 —
	140 —
	131 —
	125 —
Moyenne	129 —

Lumière bleue...........	105 millimètres.
	105 —
	65 —
	84 —
	110 —
	91 —
Moyenne........	**93** —

Ici, c'est dans la lumière verte que les racines sont les plus longues ; elles sont déjà plus courtes chez les plantes éclairées par les radiations rouges, plus courtes encore dans la lumière bleue.

Arrivons à la troisième catégorie, celle où les racines sont plus courtes à l'obscurité (*Lepidium sativum*). Les radiations des différentes réfrangibilités produisent les effets consignés ci-dessous.

Lepidium sativum (1er-13 avril).

Nature des radiations.	Longueur de la racine.
Lumière rouge...........	65 millimètres.
	65 —
	71 —
	67 —
	65 —
	65 —
	70 —
Moyenne........	**66** —
Lumière verte............	56 —
	55 —
	54 —
	55 —
	55 —
	53 —
	57 —
Moyenne........	**55** —
Lumière bleue............	70 —
	72 —
	71 —
	66 —
	74 —
	67 —
	68 —
	77 —
	77 —
Moyenne........	**71** —

Par le tableau précédent, on voit donc que c'est dans la lumière verte que les racines sont les plus courtes;

elles sont déjà plus longues dans la lumière rouge; elles sont plus longues encore dans la lumière bleue.

Si nous rapprochons ces derniers résultats de ceux qui ont été obtenus dans la comparaison entre la lumière blanche et l'obscurité, nous constatons que les trois cas signalés plus haut se retrouvent dans la comparaison des lumières colorées :

1° Pour une plante chez laquelle la lumière blanche retarde la croissance de la racine (*Lupinus albus*, *Faba vulgaris*, *Phaseolus multiflorus*, etc.), c'est la lumière bleue qui la retarde le plus, et alors c'est à la lumière verte, comme à l'obscurité, que les racines atteignent leur plus grande longueur;

2° Quand au contraire les racines d'une espèce sont plus longues à la lumière blanche qu'à l'obscurité (*Lepidium sativum*), c'est dans la lumière bleue qu'elles sont également les plus longues et c'est sous l'influence des radiations vertes qu'elles atteignent leur plus faible dimension;

3° Quand, enfin, il n'y a que peu de différences entre les longueurs à la lumière totale et à l'obscurité, il y en a également peu entre les longueurs obtenues aux diverses lumières monochromatiques (*Vicia sativa*, etc.).

La comparaison des schémas suivants (fig. 16) montre nettement l'ensemble de ces résultats. En A_1, l'ordonnée O représente la longueur de la racine à l'obscurité, et l'ordonnée L la longueur de cet organe à la lumière. En B_1, les ordonnées R, V, B, sont respectivement proportionnelles aux mêmes longueurs dans les lumières rouge, verte et bleue. On voit que l'ordonnée V est plus longue que R et B, de même que O est plus grande que L. Dans les schémas A_2B_2, l'ordonnée O est plus petite que l'ordonnée L, de même que l'ordonnée V est plus petite que les ordonnées R et V. Et enfin, dans les schémas A_3B_3, les ordonnées O et L étant sensiblement égales, il en est de même pour R, V et B.

En résumé, la lumière bleue est celle dont l'action se

rapproche le plus de celle de la radiation totale; la lumière verte est au contraire celle qui produit l'effet le plus voisin de l'effet de l'obscurité; la lumière rouge, enfin, nous apparaît comme intermédiaire entre les deux précédentes.

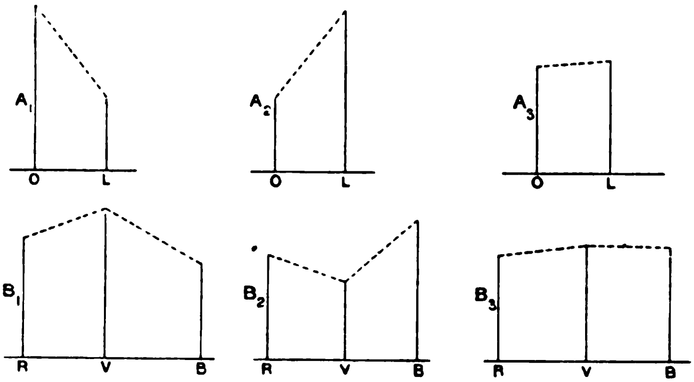


Fig. 16. — Accroissement en longueur de la racine. — Comparaison entre la lumière totale et l'obscurité (A_1, A_2, A_3); en A_1, la racine est plus longue à l'obscurité; en A_2, elle est plus courte; en A_3, elle est sensiblement de même longueur qu'à la lumière. — Comparaison entre les lumières rouge, verte et bleue (B_1, B_2, B_3); en B_1, c'est à la lumière verte que la racine est le plus longue; en B_2, c'est à cette lumière qu'elle est le plus courte; en B_3, les longueurs sont à peu près les mêmes aux diverses lumières.

Si donc nous avons obtenu à la lumière blanche comparée à l'obscurité trois résultats différents, et que l'on pourrait croire contradictoires, cela paraît tenir à ce que les radiations simples qui entrent dans la composition de cette lumière agissent différemment sur les diverses espèces de plantes.

B. — Morphologie interne.

Nous avons vu précédemment que les plantes soumises à l'action des rayons de différentes réfrangibilités présentent des changements dans la croissance et dans l'aspect extérieur de leurs racines. Examinons maintenant la structure de ces organes et voyons quelles sont les modifications des divers tissus.

Mais avant d'aborder l'étude de ces modifications, je consignerai, pour chaque espèce, les résultats obtenus en me-

surant l'épaisseur de l'écorce, ainsi que le diamètre du cylindre central et de la racine entière. J'indiquerai tout d'abord la manière que j'ai employée pour faire les mesures de ces trois régions. Pour obtenir le diamètre du cylindre central, je n'ai pas pris comme limite externe l'endroit où l'endoderme et le péricycle se touchent, mais les vaisseaux les plus externes du protoxylème, quand la racine ne renfermait que des formations primaires; quand la couche génératrice libéroligneuse avait déjà fonctionné et produit un anneau de bois secondaire entourant complètement le bois primaire, j'ai pris comme limite externe du cylindre central les derniers vaisseaux secondaires formés. Cette limite est par conséquent tout à fait conventionnelle; ce qui m'a obligé d'avoir recours à cela, ce sont les variations d'épaisseur du péricycle de la racine, variations qui n'ont, en général, aucun rapport avec le développement plus ou moins grand du cylindre central. En effet, le péricycle étant, chez les Phanérogames, l'assise rhizogène, celle-ci ne présente pas toujours la même épaisseur sur toute son étendue, dans la région où les radicelles commencent à se former ; les plages rhizogènes ayant des épaisseurs différentes aux différents niveaux, empêchent d'apprécier bien les dimensions du cylindre central. Pour obtenir l'épaisseur de l'écorce, j'ai pris les limites normales de cette région.

On comprend dès lors que dans les tableaux suivants le diamètre total de la racine ne sera pas nécessairement égal à la somme du diamètre du cylindre central et du double de l'écorce; il sera plus grand en général.

Ceci posé, passons en revue les principales espèces sur lesquelles j'ai expérimenté.

1. *Faba vulgaris.*

Les épaisseurs des principales zones de la racine et son diamètre total aux diverses lumières sont fournies par le tableau suivant :

NATURE DES RADIATIONS.	DIAMÈTRE DU CYLINDRE CENTRAL.	ÉPAISSEUR DE L'ÉCORCE.	DIAMÈTRE TOTAL DE LA RACINE.
	millim.	millim.	millim.
Rouges.	0,230	0,495	1,705
Vertes	0,491	0,393	1,221
Bleues	6,445	0,726	2,112

Ces chiffres nous montrent que, toutes choses égales d'ailleurs, les dimensions de l'écorce et du cylindre central, et par conséquent aussi de la racine entière, présentent un minimum dans la lumière verte, et deux maxima, l'un, qui est plus faible, dans la lumière rouge, l'autre, plus élevé, dans la lumière bleue.

Passons maintenant à la description des divers tissus.

1° *Lumière blanche.* — Je vais suivre la structure de la racine de cette plante, du sommet vers la base. A une distance de 15 millimètres du sommet, on observe que le cylindre central de la racine principale comprend 4 à 5 faisceaux ligneux (le plus souvent 5), disposés sous forme de lames radiales, et alternant avec autant de faisceaux libériens. A ce niveau, les faisceaux vasculaires primaires, composés de 7 à 9 vaisseaux, ont fini leur évolution et les formations secondaires commencent à s'établir. Dans le liber primaire, il y a des îlots de fibres, qui séparent chaque faisceau en deux et se composent d'éléments à paroi épaissie et lignifiée ; la portion externe du liber primaire se trouve écrasée entre ces îlots de fibres et le péricycle.

La couche génératrice libéroligneuse, qui est ondulée et embrasse par ses angles rentrants le liber primaire, présente le maximum d'épaisseur en face de ce dernier tissu, tandis qu'en face du bois primaire cette couche génératrice n'est composée que d'une seule cellule procambiale, divisée en deux par une paroi tangentielle. A cause de ce développement inégal de la couche génératrice, la différenciation des éléments secondaires commence d'abord dans la portion intra-

libérienne ; les premiers vaisseaux secondaires formés ont quelquefois leurs parois lignifiées, mais le plus souvent la lignification ne s'est pas encore produite et l'on ne distingue ces vaisseaux qu'à cause de la large lumière des cellules qui les constituent.

2° *Lumière rouge.* — A la même distance du sommet des racines principales des plantes qui ont été éclairées par la lumière rouge, on n'observe dans le cylindre central que des formations primaires. Ces tissus sont moins développés que dans la lumière blanche ; c'est ainsi que les faisceaux ligneux sont composés seulement de 4 à 5 vaisseaux, parmi lesquels les trois externes seuls ont leur paroi bien lignifiée ; pour les derniers vaisseaux primaires, qui occupent le centre de la racine, les parois sont très minces et la lignification commence à peine. Dans les faisceaux libériens, les cellules correspondant à celles qui, dans la lumière blanche, sont transformées en fibres, ne présentent pas, dans la lumière rouge, des épaisseurs de parois les distinguant des autres éléments libériens. La portion du liber qui se trouve en contact direct avec le péricycle, et qui, dans la lumière blanche, est écrasée, se compose ici de cellules très régulières, et qui non seulement ne sont pas aplaties tangentiellement, mais encore sont allongées dans le sens radial.

3° *Lumière verte.* — On observe, au niveau mentionné, à peu près la même structure que chez les plantes qui ont été exposées aux radiations rouges. Seulement, si on poursuit la série de coupes en s'éloignant de plus en plus du sommet de la racine, on constate que les formations secondaires apparaissent à une distance plus grande de ce sommet dans la lumière verte que dans la lumière rouge, et que, par conséquent, le développement se fait moins vite dans le premier cas que dans le dernier.

4° *Lumière bleue.* — La structure de la racine principale, sur les coupes faites au même niveau, présente à peu près les mêmes caractères que dans la lumière blanche, tant au point de vue des formations primaires que secondaires.

Étudions maintenant les coupes faites au milieu de la longueur de la racine principale.

1° *Lumière blanche.* — A ce niveau, la couche génératrice libéroligneuse a fonctionné et a produit des tissus secondaires bien caractérisés. Le bois secondaire est formé de séries radiales de 5 vaisseaux, en général ; ce bois est juxtaposé latéralement au bois primaire et forme avec lui un seul anneau ligneux continu. Les îlots de fibres libériennes sont composés d'éléments à paroi très lignifiée et le liber primaire, qui se trouve en dehors de ces îlots, est entièrement écrasé, à ce point qu'il est impossible de voir les contours des cellules. La portion de la couche génératrice qui se trouve en dehors du protoxylème est épaisse et composée de séries radiales de 5 à 6 cellules de méristème.

2 *Lumière rouge.* — L'assise génératrice est continue comme dans la lumière blanche, mais les divers tissus sont moins développés. C'est ainsi que le bois primaire, qui dans les plantes exposées à la radiation totale était composé de faisceaux de 8 à 9 vaisseaux, est ici à peu près au même état que dans celui décrit plus haut pour les coupes faites tout près du sommet de la racine ; cependant les vaisseaux primaires, les derniers formés, ont leurs parois plus épaisses et bien lignifiées.

Le bois secondaire est constitué de séries de cellules présentant généralement deux vaisseaux et ces vaisseaux sont peu lignifiés. En outre, les bois primaire et secondaire ne forment pas un anneau complet, comme dans la lumière blanche, mais au contraire discontinu.

Il n'y a pas ici dans le liber primaire d'îlots scléreux ; toutes les cellules restent à paroi mince et cellulosique. Enfin la portion du liber primaire qui s'appuie directement sur le péricycle n'a pas été détruite, mais ses éléments, à paroi ondulée, ont été seulement comprimés dans le sens tangentiel.

3° *Lumière verte.* — Les formations secondaires commencent à peine à s'établir ; la couche génératrice n'a pas encore produit d'éléments définitifs, si ce n'est un seul

vaisseau qu'on peut reconnaître par son grand calibre, mais dont les parois ne sont pas du tout lignifiées. Les tissus primaires présentent les caractères normaux, les fibres libériennes manquent, et les éléments libériens sous-péricycliques ne sont pas du tout déformés par la compression des tissus plus internes.

4° *Lumière bleue.* — Les racines des plantes qui ont été éclairées par cette lumière présentent, au point de vue de leur structure, des caractères intermédiaires entre ceux des plantes de la lumière rouge et ceux de la lumière blanche. En effet, la couche génératrice fonctionne depuis longtemps; elle a donné naissance à de nombreux vaisseaux secondaires qui forment avec le bois primaire un anneau complet. Les îlots de fibres libériennes sont constitués par des cellules à paroi épaisse et lignifiée, mais ce caractère est un peu moins accentué que dans la lumière blanche. Enfin la portion du liber qui se trouve entre ces îlots et le péricycle est complètement écrasée.

5° *Obscurité.* — Si l'on compare la structure des racines précédentes avec celle des plantes qui ont été cultivées dans l'obscurité complète, on constate que la différenciation est encore moins avancée que dans la lumière verte. C'est à peine si on voit quelques cellules isolées, divisées en deux tangentiellement, indiquant le début du fonctionnement de la couche génératrice.

En résumé, on constate pour les racines de la Fève les modifications suivantes, produites par les trois espèces de lumières colorées :

1° Le diamètre du cylindre central et l'épaisseur de l'écorce ne présentent pas les mêmes dimensions chez les plantes exposées dans les diverses radiations : le maximum de ces dimensions est atteint dans les lumières bleue et rouge, le minimum dans la lumière verte. Comme pour l'épaisseur de la feuille, les dimensions de l'écorce et du cylindre central de la racine présentent un maximum plus faible dans le rouge que dans le bleu.

2° On distingue des différences analogues pour le développement du bois et du liber, le fonctionnement de l'assise génératrice libéroligneuse, la lignification des parois. Dans les radiations vertes, le bois primaire présente très peu de vaisseaux et il n'y a pas de paquets fibreux dans le liber primaire, les éléments conducteurs secondaires ne sont pas encore différenciés. Ce sont les racines de la lumière verte qui se rapprochent le plus, par leur structure, de celles de l'obscurité. A la lumière rouge, la différenciation est déjà plus considérable; enfin, dans la lumière bleue, les racines présentent des caractères de structure qui les rapprochent beaucoup de ceux des plantes exposées à la lumière blanche.

2. *Ricinus sanguineus* (Ricin sanguin).

Les résultats obtenus en mesurant les dimensions de l'écorce, du cylindre central et de la racine entière sont consignés dans le tableau suivant :

NATURE DES RADIATIONS.	DIAMÈTRE DU CYLINDRE CENTRAL.	ÉPAISSEUR DE L'ÉCORCE.	DIAMÈTRE TOTAL DE LA RACINE.
	millim.	millim.	millim.
Rouges	0,364	0,616	1,683
Vertes	0,330	0,580	1,630
Bleues	0,374	0,605	1,705

Comme pour la plante précédente, les dimensions en épaisseur de l'écorce, du cylindre central et par conséquent aussi de la racine entière présentent un minimum dans le vert, et deux maxima, l'un dans le rouge, l'autre dans le bleu.

Les tissus nous montrent les modifications suivantes :

1° *Lumière blanche.* — Dans la lumière blanche, les formations libéroligneuses secondaires sont très développées. L'assise génératrice, composée de séries de 8 à 10 cellules,

est continue, et a donné naissance à des gros paquets de bois secondaire qui, en s'unissant latéralement aux faisceaux ligneux primaires, forment un anneau complet. En dehors des faisceaux ligneux primaires, l'assise génératrice libéroligneuse, quoique très épaisse et composée de séries radiales de 7 à 8 cellules, n'a pas encore donné de vaisseaux secondaires. Enfin, le bois de la racine occupe toute la partie centrale de celle-ci, de sorte qu'il n'existe pas de moelle.

2° *Lumière rouge.* — Dans la lumière rouge, comme d'ailleurs dans toutes les autres lumières colorées, les formations secondaires sont beaucoup moins développées. Le cylindre central est constitué de 4, rarement de 5 faisceaux ligneux primaires, dont chacun contient 7 à 12 vaisseaux; le nombre total des vaisseaux primaires qu'on voit sur les sections transversales faites au milieu de la longueur de la racine est de 35 environ. Les faisceaux ne se réunissent pas au centre, de sorte qu'il reste une région médullaire composée d'éléments à parois minces et non lignifiées.

L'assise génératrice libéroligneuse ne fait que commencer à fonctionner et se présente sous forme d'arcs intralibériens; en dehors du protoxylème, elle est interrompue. Ces arcs générateurs sont composés d'une assise de cellules, dont chacune est divisée en deux par une cloison tangentielle.

3° *Lumière verte.* — Chez les plantes éclairées par cette lumière, les racines présentent une structure encore plus simple. Les faisceaux ligneux sont formés chacun de 5 à 6 vaisseaux; le nombre total de ceux-ci étant, en terme moyen, de 30 par section transversale. La moelle est, ici aussi, composée d'éléments non lignifiés. La couche génératrice libéroligneuse est moins développée que dans le cas précédent; en effet, elle ne forme même pas des arcs complets, mais on observe seulement, à la partie interne des faisceaux libériens, des cellules isolées qui commencent à se cloisonner tangentiellement.

4° *Lumière bleue.* — Les racines des plantes qui ont été exposées à cette lumière présentent à peu près la même

structure que dans la lumière rouge, mais les faisceaux vasculaires sont plus développés; ils sont composés chacun de 9 à 12 vaisseaux et leur total est, en terme moyen, de 40. La couche génératrice libéroligneuse est formée d'arcs intralibériens, et composée, dans chaque série radiale, approximativement d'un même nombre de cellules que dans la lumière rouge.

3. *Lupinus albus* (Lupin blanc).

L'épaisseur de l'écorce, du cylindre central et de la racine entière présente les mêmes rapports que dans les espèces précédemment décrites, comme on peut voir par le tableau suivant.

NATURE DES RADIATIONS.	DIAMÈTRE DU CYLINDRE CENTRAL.	ÉPAISSEUR DE L'ÉCORCE.	DIAMÈTRE TOTAL DE LA RACINE.
	millim.	millim.	millim.
Rouges	0,418	0,374	1,320
Vertes	0,319	0,220	0,891
Bleues	0,473	0,393	1,342

1° *Lumière blanche.* — Comme pour les plantes précédentes, je ne décrirai que le cylindre central, parce que les modifications sont plus nettes dans cette région de la racine.

Sur les sections transversales faites au milieu de la longueur de cet organe, au bout de quarante-cinq jours de végétation, on voit que le cylindre central a une structure binaire; les deux faisceaux primaires ont fini depuis longtemps leur évolution; ils se composent chacun, en général, de 35 à 40 vaisseaux de petit calibre et de 1 à 2 vaisseaux très larges. Ces derniers se rencontrent avec ceux du faisceau opposé, au centre de la racine. Le liber primaire est formé d'un îlot de fibres libériennes à parois faiblement lignifiées, tandis que les éléments qui se trouvent entre cet îlot et le péricycle sont complètement écrasés et forment une

ligne épaisse, qui au premier abord apparaît comme un épaississement de la paroi interne des cellules péricycliques. La couche génératrice libéroligneuse est représentée par deux arcs, dont chacun est composé dans sa partie moyenne de séries radiales de 6 à 7 cellules. Le bois secondaire est formé, de chaque côté de la bande ligneuse primaire, de 3 à 5 larges vaisseaux, séparés par du parenchyme ligneux intervasculaire.

2° *Lumière rouge.* — Au même niveau et chez les plantes de même âge, les faisceaux ligneux primaires sont composés de 20 à 25 vaisseaux de petit calibre et d'un seul vaisseau large, qui se rencontre avec le gros vaisseau du faisceau opposé, au centre de la racine. Les éléments libériens destinés à se transformer en fibres ont encore des parois minces et cellulosiques ; les cellules libériennes qui se trouvent au contact immédiat du péricycle sont très peu comprimées, de manière qu'on peut encore bien voir leur lumière. La couche génératrice est constituée dans sa partie moyenne par des séries de 4 à 5 cellules cambiales ; les cellules les plus internes de cette couche commencent à se différencier, mais les vaisseaux secondaires sont encore sous forme d'éléments à paroi cellulosique et ne se reconnaissent que grâce à leur diamètre très grand.

3° *Lumière verte.* — Les faisceaux ligneux primaires présentent à peu près le même développement et le même nombre de vaisseaux que dans la lumière rouge ; il en est de même du liber primaire ; mais les formations secondaires ne sont pas aussi avancées que dans le cas précédent. C'est ainsi que la couche génératrice est composée de séries radiales de 3 cellules et les vaisseaux secondaires ne sont pas encore différenciés, et on ne peut même distinguer les cellules qui deviendront des vaisseaux parce que tous les éléments ont le même diamètre.

4° *Lumière bleue.* — Les racines des plantes qui ont été cultivées dans la lumière bleue se rapprochent, par leur structure, plutôt de celles des plantes qui ont été soumises

à la lumière blanche. Les différences tiennent à l'absence des îlots de fibres libériennes et à la plus faible lignification des vaisseaux secondaires. De même les éléments libériens qui s'appuient directement sur le péricycle sont moins écrasés que dans la lumière blanche.

5° *Obscurité.* — Si nous observons maintenant la racine des plantes cultivées dans l'obscurité, on constate que les divers tissus sont encore moins développés que dans la lumière verte. D'abord, les faisceaux ligneux primaires ne contiennent que 15 à 20 vaisseaux ; les derniers vaisseaux primaires formés à grand diamètre, qui dans les cas précédents réunissent les deux faisceaux opposés au centre de la racine, sont représentés ici par des éléments à paroi encore cellulosique. Le liber primaire est complètement dépourvu de fibres et les cellules qui s'appuient directement sur le péricycle ne sont guère comprimées. Enfin, la couche génératrice commence à peine à fonctionner et aucun vaisseau secondaire n'est différencié.

4. *Cicer arietinum* (Pois chiche).

Les dimensions de l'écorce, du cylindre central et de la racine entière sont consignées dans le tableau suivant.

NATURE DES RADIATIONS.	DIAMÈTRE DU CYLINDRE CENTRAL.	ÉPAISSEUR DE L'ÉCORCE.	DIAMÈTRE TOTAL DE LA RACINE.
	millim.	millim.	millim.
Rouges	0,385	0,484	1,474
Vertes	0,320	0,350	1,105
Bleues	0,396	0,572	1,617

Sur les coupes faites dans le tiers supérieur des racines principales, on constate les modifications suivantes.

1° *Lumière blanche.* — Le procambium a cessé de donner du bois et du liber primaires. Le cylindre central contient

quatre faisceaux ligneux primaires, qui se rencontrent au centre de la racine, où les vaisseaux larges sont réunis par du parenchyme intervasculaire composé d'éléments lignifiés. Le système ligneux présente, sur les coupes transversales, la forme d'un carré, dont les côtés sont un peu concaves vers l'extérieur et dont les angles sont occupés par les premiers vaisseaux formés (protoxylème). Les quatre ou cinq vaisseaux qui forment les angles externes des faisceaux ligneux primaires sont très étroits; tous les autres ont un diamètre très large par rapport à ce que nous verrons chez les plantes qui ont été éclairées par les lumières colorées. Le paquet de fibres, caractéristique pour le liber des Légumineuses, est déjà bien différencié, et les éléments libériens situés en dehors de ce paquet ont été tout à fait écrasés, à cause de la pression exercée par le développement des tissus internes.

L'assise génératrice libéroligneuse a fonctionné, produisant des vaisseaux secondaires qui sont situés dans les concavités des côtés du carré formé par le bois primaire. Parmi les vaisseaux secondaires, les uns sont lignifiés, les autres se présentent sous forme d'éléments à grand calibre, mais à paroi encore cellulosique. L'assise génératrice est continue, c'est-à-dire qu'elle s'est établie également en dehors des extrémités des faisceaux ligneux primaires.

2° *Lumière rouge.* — Les racines des plantes éclairées par cette espèce de lumière présentent dans la structure du cylindre central les caractères décrits plus haut, avec cette différence que l'assise génératrice a moins fonctionné : c'est ainsi que les vaisseaux secondaires déjà différenciés sont moins nombreux et la plupart d'entre eux ne peuvent être reconnus que par leur calibre plus grand, car leur paroi est mince et encore cellulosique (Pl. VIII, R).

3° *Lumière verte.* — Les racines ont une structure beaucoup plus simple que dans les deux cas précédents. Les faisceaux ligneux primaires ne sont composés que de vaisseaux étroits (Pl. VIII, V). Les vaisseaux à grand diamètre, qui occupent le centre de la racine dans les plantes décrites pré-

cédemment, sont ici représentés par des éléments à paroi cellulosique. Ces faisceaux primaires ne présentent donc pas de vaisseaux lignifiés se rencontrant au centre de la racine ; cependant l'union se fait latéralement par les vaisseaux d'origine secondaire. Le système ligneux a, sur les coupes transversales, la forme d'un carré, mais dont la bordure seulement est constituée par des éléments lignifiés, tandis que le centre est cellulosique.

L'assise génératrice n'est pas continue ; elle est représentée par des arcs qui embrassent par leur concavité le liber primaire. Dans les séries radiales, les cellules cambiales sont moins nombreuses que dans les deux cas précédents.

4° *Lumière bleue.* — Les racines des plantes qui ont poussé sous l'action de la lumière bleue se rapprochent beaucoup par la structure du cylindre de celles de la lumière rouge.

5. *Cucurbita Pepo* (Courge).

1° *Lumière blanche.* — Si on étudie les coupes faites à 1 centimètre de la base de la racine, on constate les particularités suivantes : en dedans de l'endoderme, le cylindre central commence par un péricycle simple, dont les cellules sont plus allongées dans le sens radial en face des faisceaux ligneux primaires. Ceux-ci sont au nombre de quatre, ayant chacun la forme d'un îlot triangulaire, ou bien quelquefois ils sont aplatis tangentiellement et les vaisseaux dont ils se composent sont à petit diamètre. Les faisceaux libériens sont constitués en dehors d'éléments petits, tandis qu'en dedans les tubes criblés sont à grand diamètre. Sur le bord interne de chaque faisceau libérien, on observe un arc très épais de tissu générateur ; de semblables arcs, mais beaucoup moins développés et composés de cellules plus grandes, se sont formés en dehors des faisceaux ligneux primaires. Les arcs générateurs intralibériens et ceux qui se trouvent en dehors des faisceaux ligneux primaires se touchent latéralement, formant ainsi une couche continue.

Les faisceaux ligneux secondaires se composent de 4 à 6 vaisseaux, beaucoup plus larges que les vaisseaux primaires. A part le liber secondaire des faisceaux libéroligneux, on observe dans la zone périmédullaire un liber secondaire interne. En effet, tant à la partie interne des faisceaux ligneux primaires que secondaires, on constate que des cellules isolées commencent à se diviser en deux par une cloison tangentielle et les deux cellules qui en résultent continuent à se diviser et à produire définitivement de petits groupes libériens; le nombre de ces groupes libériens est très grand dans les racines que je décris.

2° *Lumière rouge.* — Dans les racines des plantes qui ont été cultivées derrière l'écran rouge, on trouve les mêmes tissus, mais leur structure est moins avancée. Ainsi, par exemple, le bois secondaire est formé d'un moins grand nombre de vaisseaux larges, quatre au plus ; en ce qui concerne le liber secondaire périmédullaire, on observe que le nombre des îlots est moindre que dans la lumière blanche.

3° *Lumière verte.* — Chez les plantes de la lumière verte, les tissus de la racine sont encore moins développés que dans la lumière rouge. Les faisceaux ligneux primaires sont constitués par un plus petit nombre de vaisseaux, la couche génératrice est composée de séries radiales de cellules dont le nombre est moitié de ce que nous avons vu pour la lumière rouge. Dans chaque faisceau du bois secondaire, on observe quatre vaisseaux, dont deux seulement, les premiers formés, ont leur diamètre large; les deux autres, qui se sont différenciés plus tard, sont beaucoup plus petits, à peu près tout aussi petits que les vaisseaux primaires. Enfin le liber périmédullaire non seulement n'est pas encore formé, mais on ne peut observer aucun commencement de division des cellules qui doivent lui donner naissance.

4° *Lumière bleue.* — Les racines présentent le même état de développement que chez les plantes cultivées dans la lumière rouge.

6. *Helianthus annuus* (Grand-Soleil).

Pour les racines de cette plante, j'examinerai des coupes faites à deux niveaux différents, les unes plus près de la base, les autres dans la proximité du sommet. Les deux tableaux suivants montrent les dimensions relatives des différentes régions :

1. *A 5 centimètres de la base de la racine.*

NATURE DES RADIATIONS.	DIAMÈTRE DU CYLINDRE CENTRAL.	ÉPAISSEUR DE L'ÉCORCE.	DIAMÈTRE TOTAL DE LA RACINE.
	millim.	millim.	millim.
Rouges	0,253	0,319	0,979
Vertes	0,132	0,264	0,660
Bleues	0,187	0,341	0,957

2. *A 1 centimètre de la base de la racine.*

NATURE DES RADIATIONS.	DIAMÈTRE DU CYLINDRE CENTRAL.	ÉPAISSEUR DE L'ÉCORCE.	DIAMÈTRE TOTAL DE LA RACINE.
	millim.	millim.	millim.
Rouges	0,341	0,484	1,474
Vertes	0,253	0,462	1,319
Bleues	0,363	0,616	1,804

Les coupes faites à 5 centimètres de la base de la racine présentent les particularités suivantes.

1° *Lumière rouge.* — Le cylindre central est composé de deux faisceaux vasculaires, qui alternent avec autant de faisceaux libériens. Le bois primaire est représenté à la périphérie par trois à quatre vaisseaux étroits, et vers la partie centrale par autant de vaisseaux à grand diamètre, qui se rencontrent avec ceux du faisceau opposé pour former une bande ligneuse diamétrale. D'un côté et de l'autre de cette bande ligneuse primaire, entre celle-ci et le liber primaire,

se trouve un arc cambial, qui a fonctionné et a produit vers l'intérieur le bois secondaire composé de 6 à 11 vaisseaux à parois lignifiées et d'autres dont la paroi est encore à l'état cellulosique. La couche génératrice n'est composée que de deux cellules en épaisseur.

2° *Lumière verte.* — Dans la lumière verte, les racines ne possèdent que du bois primaire, et encore celui-ci n'est pas arrivé à son développement complet. En effet, chacun des faisceaux ligneux primaires se montre constitué par quelques vaisseaux externes (5 à 6) à petit calibre ; vers la partie centrale des faisceaux, on trouve quelques vaisseaux plus larges, mais dont les derniers formés ont leur paroi mince et cellulosique, ce qui fait que les deux faisceaux ne se réunissent au centre de la racine que par des éléments non lignifiés encore. L'assise génératrice est développée, mais elle n'a pas donné naissance à des éléments conducteurs secondaires.

3° *Lumière bleue.* — Les racines sont à peu près au même état de développement que dans la lumière rouge. En outre des tissus primaires, on observe un grand développement d'éléments secondaires; le bois secondaire contient un peu plus de vaisseaux que dans la lumière rouge.

Si on observe maintenant les coupes faites plus près de la base de la racine, à 1 centimètre de cette base, par exemple, on constate les modifications suivantes :

1° *Lumière rouge.* — Il existe quatre faisceaux ligneux, qui se rencontrent au centre de la racine. La couche génératrice, qui se présente sous forme de quatre arcs intralibériens, a donné naissance à de nombreux vaisseaux secondaires, qui forment avec les vaisseaux primaires un groupe ligneux qui occupe la plus grande partie du cylindre central.

2° *Lumière verte.* — Comme dans la lumière rouge, on trouve ici quatre faisceaux ligneux, mais inégalement développés. Deux d'entre eux se rencontrent au centre de la racine par des vaisseaux primaires très larges et forment une bande ligneuse diamétrale. Les deux autres faisceaux, situés d'un

côté et de l'autre de la bande ligneuse précédente, s arrêtent à une certaine distance de cette bande, dont ils sont séparés par des éléments à paroi cellulosique.

L'assise génératrice est au commencement de son fonctionnement; elle n'a produit, jusqu'à ce moment, que très peu d'éléments conducteurs secondaires.

3° *Lumière bleue.* — Tous les tissus sont plus développés, non seulement que dans la lumière verte, mais encore que dans la lumière rouge; les quatre faisceaux ligneux se rencontrent au centre, et le bois secondaire présente un très grand développement.

7. *Cannabis sativa* (Chanvre).

Comme on peut le voir par le tableau ci-joint, les dimensions de l'écorce, du cylindre central et par conséquent de la racine entière présentent les mêmes variations que chez les espèces précédemment décrites. Il en est de même pour la modification des tissus, comme on le verra par la description qui suit :

NATURE DES RADIATIONS.	DIAMÈTRE DU CYLINDRE CENTRAL.	ÉPAISSEUR DE L'ÉCORCE.	DIAMÈTRE TOTAL DE LA RACINE.
	millim.	millim.	millim.
Rouges	0,172	0,202	0,715
Vertes	0,148	0,175	0,634
Bleues	0,170	0,256	0,893

1° *Lumière blanche.* — Sur les coupes faites dans le tiers supérieur de la racine des plantes au bout de quarante jours de végétation, le cylindre central présente les caractères suivants. Les deux faisceaux ligneux primaires sont depuis longtemps complètement développés et réunis entre eux dans la partie centrale par de larges vaisseaux ; du liber primaire, il ne reste rien, parce qu'il a été écrasé entre le

péricycle et les tissus secondaires qui se sont formés en dedans. En effet, ces derniers tissus sont très développés; la couche génératrice forme un anneau complet très épais, qui a produit du bois secondaire enveloppant tout autour le bois primaire. La couche de bois secondaire est beaucoup plus épaisse sur le côté de la bande de bois primaire (sept fois plus épaisse que cette bande), qu'en face du protoxylème.

A ce niveau, l'assise pilifère est complètement détruite, tandis que l'assise corticale sous-jacente a les parois de ses cellules subérifiées.

2° *Lumière rouge.* — Les deux faisceaux vasculaires et libériens primaires se comportent à peu près comme dans le cas précédent; mais les tissus secondaires sont loin d'atteindre le même développement. La couche génératrice libéroligneuse ne forme pas un anneau continu, elle se présente sous la forme de deux arcs intralibériens qui ne se réunissent pas en dehors du protoxylème. Le bois secondaire est représenté, dans chaque faisceau libéroligneux, par 5 à 6 vaisseaux, dont les deux derniers formés sont encore à paroi cellulosique et ne peuvent être distingués, sur les coupes transversales, que par leur calibre plus large.

L'assise pilifère n'est pas encore exfoliée; cependant, les poils absorbants sont flétris et la plupart d'entre eux sont tombés; l'assise corticale sous-jacente est composée de cellules à parois subérifiées, comme dans la lumière blanche.

3° *Lumière verte.* — Les tissus primaires et secondaires du cylindre central présentent le minimum de développement dans les racines des plantes qui ont été éclairées par la lumière verte. Les faisceaux ligneux primaires n'ont pas encore fini leur complet développement; en effet, les derniers vaisseaux différenciés ont encore leur paroi mince et cellulosique, de manière que les deux faisceaux ligneux se rencontrent au centre de la racine par des éléments non lignifiés. D'autre part, les vaisseaux primaires sont tous beaucoup plus étroits que dans la lumière rouge. La couche génératrice libéroligneuse est tout à fait au commencement

de son fonctionnement et consiste en séries radiales de 2 à 3 cellules à peine; cette couche est interrompue en dehors du protoxylème, comme dans le cas précédent d'ailleurs.

Les éléments conducteurs secondaires n'existent pour ainsi dire presque pas.

4° *Lumière bleue.* — Les racines éclairées par cette espèce de lumière présentent, approximativement, le même état de développement que celles de la lumière rouge.

8. *Phaseolus multiflorus* (Haricot blanc).

Les dimensions relatives des diverses régions de la racine de cette plante sont consignées dans le tableau suivant :

NATURE DES RADIATIONS.	DIAMÈTRE DU CYLINDRE CENTRAL.	ÉPAISSEUR DE L'ÉCORCE.	DIAMÈTRE TOTAL DE LA RACINE.
	millim.	millim.	millim.
Rouges...............	0,264	0,275	0,935
Vertes...............	0,253	0,240	0,860
Bleues...............	0,319	0,440	1,364

1° *Lumière blanche.* — Le cylindre central comprend quatre faisceaux ligneux primaires, qui se touchent au centre de la racine. Le liber primaire est composé de deux régions, l'une interne, formée de fibres à parois épaissies et lignifiées, l'autre externe en dehors de l'îlot fibreux et en contact immédiat avec le péricycle.

Cette dernière région, qui est composée d'éléments à paroi mince et cellulosique, est complètement détruite par écrasement. La couche génératrice libéroligneuse forme un anneau continu; elle a donné naissance tout autour à du bois secondaire. L'écorce ne présente pas de caractères importants à signaler, si ce n'est que l'assise pilifère est à peu près complètement détruite.

2° *Lumière rouge.* — Les quatre faisceaux ligneux primaires se rencontrent, comme dans le cas précédent, au

centre de la racine. Les îlots fibreux des faisceaux libériens sont composés de cellules à paroi moins lignifiée que dans la lumière blanche. La couche génératrice ne se présente pas sous la forme d'un anneau continu, mais sous forme d'arcs intralibériens, interrompus en dehors du protoxylème; on trouve cependant quelquefois, en ces endroits, des cellules isolées, divisées par une cloison tangentielle.

3° *Lumière verte.* — Tous les tissus du cylindre central sont moins développés que chez les plantes qui ont été cultivées derrière l'écran rouge. C'est ainsi que les faisceaux vasculaires primaires sont composés de vaisseaux moins nombreux et à diamètre plus petit que dans la lumière rouge; il n'existe qu'un ou deux vaisseaux larges au centre de la racine, là où les quatre faisceaux se rencontrent, tandis qu'il en existait de trois à quatre dans le cas précédemment décrit. La portion de liber primaire qui se trouve en contact avec le péricycle n'est pas écrasée, comme dans les racines qui ont été éclairées par la radiation totale ou la lumière rouge. L'îlot de fibres libériennes est composé de cellules très peu lignifiées et se colorant à peine par les réactifs caractéristiques de la lignine.

La couche génératrice est sous forme d'arcs; elle n'est pas encore différenciée en dehors du protoxylème. Les éléments conducteurs secondaires commencent à peine à se développer, çà et là.

4° *Lumière bleue.* — Les plantes qui ont poussé derrière les écrans bleus ont, dans leurs racines, à peu de chose près la même structure que dans la lumière rouge.

En résumé, la morphologie interne de la racine nous fournit les résultats suivants :

1° Le diamètre du cylindre central et l'épaisseur de l'écorce ne présentent pas les mêmes dimensions chez les plantes exposées dans les diverses radiations : le maximum de ces dimensions est atteint dans les lumières bleue et rouge ; le minimum dans la lumière verte. Comme pour

l'épaisseur de la feuille, les dimensions de l'écorce et du cylindre central de la racine sont moins grandes dans le rouge que dans le bleu.

2° On observe des différences analogues pour le développement du bois et du liber, pour le fonctionnement de l'assise génératrice libéroligneuse, pour la lignification des parois. Au bout du même temps, dans les radiations vertes le bois primaire présente très peu de vaisseaux, la différenciation des éléments conducteurs secondaires est le moins avancée. Il en est de même de la lignification des parois des vaisseaux et des cellules du tissu mécanique. Ce sont les racines de la lumière verte qui se rapprochent le plus, par leur structure, de celles de l'obscurité. A la lumière rouge, la différenciation est déjà plus considérable ; enfin, dans la lumière bleue, les racines présentent des caractères de structure qui les rapprochent le plus des racines qui ont poussé dans la lumière blanche.

CHAPITRE III

TIGE.

A. — Morphologie externe.

En ce qui concerne la morphologie externe des tiges des plantes que j'ai étudiées sous l'influence des différentes lumières colorées, je ne donnerai pas beaucoup de détails, et cela d'autant plus que les résultats auxquels je suis arrivé, quant à la longueur de ces organes, sont identiques à ceux obtenus par M. Wiesner; les données de ce botaniste peuvent être considérées, en effet, comme les plus exactes jusqu'à présent.

Cependant, je donne, dans les tableaux qui suivent, une partie des résultats que j'ai obtenus. Les mesures de la longueur des tiges ont été faites toujours à la fin de la culture, qui durait un nombre variable de jours, en général de quinze à quarante. Je n'ai pas prolongé plus longtemps la durée de

la végétation, entre autres pour le motif suivant : quand on cultive les plantes dès la graine, il faut arrêter l'expérience avant ou, du moins, peu après la consommation complète des réserves de l'albumen ou des cotylédons. Autrement, on pourrait obtenir, en ce qui concerne la longueur de la tige, des résultats tout à fait contraires, résultats dus aux troubles apportés par l'inégalité dans l'énergie de l'assimilation chlorophyllienne ; celle-ci est, en effet, après la consommation des réserves, la principale fonction qui contribue à la nutrition de la plante. En effet, en cultivant une plante d'une part derrière l'écran bleu par exemple, d'autre part derrière l'écran vert, on observe que, pendant un certain temps, variable avec la nature de la plante, les tiges restent plus courtes dans la lumière bleue que dans la lumière verte. Mais si on laisse continuer la culture, on constate bientôt que les cultures entrent dans une autre phase, caractérisée par ce fait que les plantes de la première catégorie (lumière bleue), qui assimilent davantage, deviennent plus vigoureuses et que leurs tiges acquièrent *un plus grand nombre d'entre-nœuds* ; ces tiges égalent d'abord, et ensuite dépassent en longueur celles de la deuxième catégorie (lumière verte), ce qui est très naturel. Pendant la première phase de la végétation (phase de la consommation des réserves), l'inégalité dans la longueur des tiges éclairées par les différentes lumières colorées est due, presque exclusivement, à l'inégale action retardatrice de ces lumières, tandis que pendant la deuxième phase (après la consommation plus ou moins complète des réserves) l'inégalité renversée dans la longueur de ces mêmes tiges est un effet dû à l'inégale nutrition.

C'est la longue durée de ses expériences qui explique, au moins en partie, les résultats obtenus par M. Flammarion.

J'ai également limité la durée des cultures dans les expériences faites avec les plantes vivaces. La manière de procéder a été la suivante : j'ai d'abord choisi un grand nombre de pieds égaux, pris dans le même terrain et ayant poussé, autant que possible, dans les mêmes conditions climatéri-

ques. Ces plantes ont été mises dans des pots en automne. Au commencement du printemps suivant, après qu'elles avaient commencé à donner des feuilles, j'ai choisi des pieds identiques et mis en culture. Pour d'autres plantes, je me suis servi de boutures (*Salix*, *Populus*, *Ribes*, etc.). Ces boutures, prises toujours, pour la même plante, sur le même individu, ont été faites également en automne, et mises en expérience avant le développement des bourgeons, mais cependant après avoir émis quelques racines.

Tant pour les plantes cultivées dès la graine que pour les plantes vivaces, j'ai fait plusieurs expériences avec la même espèce. Dans les tableaux suivants, je donne les résultats obtenus pour chaque individu et les moyennes. Comme il y a toujours des variations individuelles, il ne faut tenir compte, en général, que de la moyenne obtenue.

Tableau I.

Arachis hypogæa (Série d'expériences n° 1, du 4 juillet au 8 août.)

NATURE DES RADIATIONS.	AXE HYPOCOTYLÉ.	1er ENTRE-NŒUD.	2e ENTRE-NŒUD.	3e ENTRE-NŒUD.	4e ENTRE-NŒUD.	MOYENNE DE LA TIGE.
	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	
Lumière rouge	10	6	42	45	74	»
	10	6	22	30	82	»
	8	6	20	38	85	»
	8	8	31	50	58	»
	15	11	30	51	45	»
	8	10	45	42	70	»
Moyenne	**9**	**7**	**30**	**45**	**69**	**160mm**
Lumière verte	20	20	61	47	67	»
	14	14	43	50	65	»
	11	13	31	39	63	»
	16	17	44	40	63	»
	20	17	43	36	46	»
	16	20	60	43	42	»
	13	10	30	35	53	»
Moyenne	**15**	**16**	**43**	**41**	**57**	**172mm**
Lumière bleue	8	5	14	38	52	»
	12	10	37	28	53	»
	13	8	18	35	52	»
Moyenne	**11**	**7**	**23**	**33**	**52**	**136mm**

Tableau II.

Cucurbita Pepo (Série d'expériences n° 3, du 27 juillet au 16 août.)

NATURE DES RADIATIONS.	AXE HYPOCOTYLÉ.	MOYENNE.
Lumière rouge	160 millim.	»
	132 —	**146 millim.**
Lumière verte	195 —	»
	157 —	»
	175 —	**175 millim.**
Lumière bleue	105 —	»
	85 —	»
	75 —	**88 millim.**

Tableau III.

Cannabis sativa (Série d'expériences n° 4, du 6 juillet au 16 août.)

NATURE DES RADIATIONS.	AXE HYPOCOTYLÉ.	1er ENTRE-NŒUD.	MOYENNE DE LA TIGE.
	millim.	millim.	millim.
Lumière rouge	107	25	»
	94	23	»
	79	18	»
	95	14	»
	110	42	»
	80	2	»
	115	1	»
Moyenne	**99**	**15**	**114**
Lumière verte	160	14	»
	132	32	»
	150	37	»
	170	3	»
	155	18	»
Moyenne	**153**	**20**	**175**
Lumière bleue	105	18	»
	95	12	»
	90	20	»
	85	15	»
	105	20	»
	83	10	»
Moyenne	**93**	**15**	**108**

Tableau IV.

Phaseolus multiflorus (Série d'expériences n° 1, du 16 août au 6 septembre.)

NATURE DES RADIATIONS.	AXE HYPOCOTYLÉ.	1er ENTRE-NOEUD.	2e ENTRE-NOEUD.	LONGUEUR TOTALE DE LA TIGE.
	millim.	millim.	millim.	millim.
Lumière rouge.....	186	180	100	**466**
Lumière verte......	260	170	75	**505**
Lumière bleue......	188	134	123	**445**

Tableau V.

Lupinus albus (Série d'expériences n° 2, du 27 juillet au 21 août.)

NATURE DES RADIATIONS.	LONGUEUR DE L'AXE HYPOCOTYLÉ.	LONGUEUR DU 1er ENTRE-NOEUD.	MOYENNE DE LA TIGE.
	millim.	millim.	millim.
Lumière rouge..........	126	50	»
	90	27	»
	98	30	»
Moyenne......	**104**	**35**	**139**
Lumière verte...........	150	48	»
	175	46	»
	142	27	»
	130	32	»
Moyenne......	**149**	**38**	**187**
Lumière bleue	125	22	»
	80	36	»
	105	42	»
	95	40	»
Moyenne......	**101**	**35**	**136**

De l'examen des tableaux qui précèdent, il résulte donc que ce sont les radiations vertes qui retardent le moins la croissance, et donnent par suite les tiges les plus longues; qu'après les radiations vertes viennent les radiations rouges, et enfin les radiations bleues.

Les résultats obtenus avec le *Vicia sativa* méritent d'attirer

un instant l'attention. Voici, en effet, les données qu'a fournies l'étude de cette plante :

Tableau VI.

Vicia sativa (Série d'expériences n° 3, du 6 au 28 juillet.)

NATURE DES RADIATIONS.	1er ENTRE-NŒUD.	2e ENTRE-NŒUD.	3e ENTRE-NŒUD.	4e ENTRE-NŒUD.	5e ENTRE-NŒUD.	6e ENTRE-NŒUD.	7e ENTRE-NŒUD.	8e ENTRE-NŒUD.	9e ENTRE-NŒUD.	MOYENNE DE LA TIGE.
	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.
Lumière rouge......	9	13	65	90	64	50	27	—	—	»
	10	15	55	88	86	68	29	—	—	»
	8	16	50	87	69	47	28	—	—	»
	13	38	66	110	51	35	—	—	—	»
	10	20	62	109	64	22	—	—	—	»
	9	10	36	95	55	53	35	—	—	»
	10	16	64	99	69	47	25	—	—	»
Moyenne......	**9**	**18**	**56**	**96**	**65**	**46**	**28**	—	—	**318**
Lumière verte......	19	45	58	150	92	28	—	—	—	»
	18	25	56	108	75	5	—	—	—	»
	11	24	57	112	62	4	—	—	—	»
	14	24	60	112	80	26	—	—	—	»
	18	20	67	110	75	12	—	—	—	»
	13	22	47	95	58	—	—	—	—	»
	14	27	51	102	65	—	—	—	—	»
Moyenne......	**15**	**26**	**51**	**112**	**72**	**10**	—	—	—	**290**
Lumière bleue......	5	6	27	73	51	65	65	46	29	»
	7	11	45	81	68	51	44	25	—	»
	6	8	29	89	74	57	48	33	5	»
	5	5	20	70	66	54	55	50	36	»
	7	7	38	84	56	41	38	21	—	»
	4	6	24	78	51	45	18	—	—	»
Moyenne......	**5**	**7**	**30**	**79**	**60**	**52**	**44**	**35**	**23**	**345**

Les données de ce tableau viennent confirmer l'idée émise plus haut, concernant la durée de la végétation, savoir que les cultures qui ont été laissées longtemps après la consommation des réserves peuvent donner des résultats absolument contraires. Nous voyons qu'ici les longueurs de la tige aux diverses lumières se présentent dans un ordre exactement inverse de celui trouvé pour les autres plantes. Cet exemple nous montre que c'est dans la lumière bleue que la tige est le plus longue, dans la lumière verte qu'elle est le plus courte.

Est-ce donc une contradiction avec les résultats précédents? En aucune façon. Seulement, pour cette plante, j'ai précisément prolongé l'expérience au delà de la période de consommation des réserves. L'assimilation chlorophyllienne, qui seule actuellement nourrit la plante, est, comme on le sait, bien plus intense dans le bleu que dans le vert, d'où des plantes plus vigoureuses dans la première lumière. En effet, les plantes qui ont poussé sous l'influence de la lumière bleue ont acquis *neuf* entre-nœuds, celles qui ont été éclairées par la lumière rouge ont *sept* entre-nœuds, et enfin celles qui ont été cultivées derrière l'écran vert n'en possèdent que *six*.

Mais considérons seulement les cinq premiers entre-nœuds basilaires, pendant la formation desquels les plantes avaient encore à leur disposition les réserves de leurs cotylédons; nous verrons que les choses se sont passées pour cette plante comme pour les autres. En effet, on constate que les tiges les plus longues appartiennent aux plantes de la lumière verte; viennent ensuite celles de la lumière rouge, et enfin les tiges qui avaient été exposées à la lumière bleue. C'est ce que montrent les chiffres suivants qui représentent les moyennes des cinq premiers entre-nœuds, moyennes faites à l'aide des données du tableau précédent (Tableau VI).

Lumière rouge	244 millimètres.
— verte	276 —
— bleue	181 —

Notre conclusion est donc très générale, et ce dernier exemple cité fait bien ressortir la nécessité d'arrêter la végétation au moment que nous avons fixé.

B. — Morphologie interne.

Les changements de structure produits dans la tige, sous l'action des lumières colorées, sont parallèles et analogues à ceux que nous avons exposés pour la racine. En étudiant la morphologie interne de ce dernier organe, on a vu comment

varient les différents tissus de son cylindre central, principalement le bois, le liber et l'assise génératrice libéroligneuse. Je n'ai pas l'intention d'entrer dans les détails de la description de ces tissus de la tige.

Dans ce qui suit, j'étudierai d'une part les changements que subit le développement des autres tissus de la tige, et surtout de l'écorce de cet organe, et d'autre part les rapports qui existent entre le développement du cylindre central et celui de l'écorce.

A cet effet, j'ai étudié des plantes herbacées et des espèces ligneuses. Dans ce dernier cas, tantôt les sujets en expérience étaient, dès la graine, soumis aux diverses lumières, tantôt il s'agissait de petits arbres d'un ou deux ans, choisis aussi semblables que possible, et mis en culture aux diverses radiations au début du printemps, avant le développement de leurs bourgeons. Chacun des lots était toujours composé de plusieurs plants, et après un certain temps de culture j ai choisi dans chaque lot les individus qui avaient développé le même nombre d'entre-nœuds, et je les ai étudiés comparativement.

a. — Rapport du cylindre central a l'écorce.

Dans les tiges, la croissance en épaisseur de l'écorce et du cylindre central ne se fait pas avec la même intensité pour ces deux régions. En effet, pendant un temps assez long, et dans la généralité des Dicotylédones, le cylindre central s'épaissit beaucoup plus vite que l'écorce. L'épaisseur absolue de cette dernière région reste même quelquefois stationnaire, ou bien, dans certains cas, elle diminue, à cause de la poussée du cylindre central qui continue à s'accroître en diamètre. Il résulte que le rapport du cylindre central à l'écorce augmente avec l'âge. Si, en effet, on suit un certain nombre d'entre-nœuds successifs, du sommet vers la base de la tige, on constate nettement cette augmentation.

Un fait analogue s'observe pour les tiges des plantes qui

ont été cultivées dans les lumières colorées. En effet, si l'on compare ces tiges, on constate que le rapport du cylindre central à l'écorce n'est pas le même aux diverses lumières colorées ; il est le plus grand dans la lumière bleue, plus petit dans la lumière rouge, et plus petit encore dans la lumière verte. En d'autres termes, le diamètre du cylindre central augmente plus vite dans la lumière bleue que dans la lumière rouge, et dans celle-ci plus rapidement que dans la lumière verte.

Voici maintenant, à titre d'exemple, une partie des mesures que j'ai obtenues pour diverses plantes. Le tout est exprimé en divisions du micromètre oculaire.

1. *Æsculus Hippocastanum.*

	Diamètre du cylindre central.	Épaisseur de l'écorce.	Rapport du cylindre central à l'écorce.
Lumière verte........	101	12	7,25
— rouge.......	84	9	8,00
— bleue.......	96	10	8,10
— blanche.....	111	11	8,54

2. *Solanum tuberosum.*

	Diamètre du cylindre central.	Épaisseur de l'écorce.	Rapport du cylindre central à l'écorce.
Lumière verte........	80	11	7,27
— rouge.......	78	9	8,66
— bleue.......	80	9	8,88

3. *Fraxinus excelsior.*

	Diamètre du cylindre central.	Épaisseur de l'écorce.	Rapport du cylindre central à l'écorce.
Lumière verte........	80	12	6,66
— rouge.......	72	10	7,20
— bleue.......	71	9	7,88
— blanche.....	113	12	9,41

4. *Vicia sativa.*

	Diamètre du cylindre central.	Épaisseur de l'écorce.	Rapport du cylindre central à l'écorce.
Lumière verte........	47	27	1,74
— rouge.......	50	27	1,85
— bleue.......	56	27	2,03
— blanche.....	60	26	2,31

Il en est de même pour un grand nombre d'espèces que j'ai étudiées, comme : *Pæonia*, *Quercus pedunculata*, *Syringa vulgaris*, *Faba vulgaris*, *Phaseolus multiflorus*, *Ricinus sanguineus*, *Arachis hypogæa*, *Lupinus albus*, *Cicer arietinum*, etc.

Comparons maintenant les données précédentes avec celles que j'ai obtenues en prenant des mesures sur trois entre-nœuds successifs des plantes qui ont poussé à la lumière blanche. Le premier entre-nœud est le plus jeune, le troisième le plus âgé. Comme précédemment, les mesures sont données en divisions du micromètre oculaire (Leitz, obj. 2, oc. 2).

1. *Æsculus Hippocastanum.*

	Diamètre du cylindre central.	Épaisseur de l'écorce.	Rapport du cylindre central à l'écorce.
1er entre-nœud........	90	12	7,50
2e —	110	11	10,00
3e —	116	11	10,50

2. *Solanum tuberosum.*

1er entre-nœud........	128	10	12,80
2e —	140	10	14,00
3e —	160	10	16,00

3. *Fraxinus excelsior.*

1er entre-nœud	58	9	6,44
2e —	71	9	7,88
3e —	74	9	8,22

Ces trois exemples suffisent pour montrer que si, dans les tiges des plantes qui ont poussé dans les trois lumières colorées, le rapport du cylindre central à l'écorce est variable avec la nature de la lumière, cela tient à un développement plus ou moins grand du cylindre central. En d'autres termes, dans les radiations vertes les tiges se comportent comme un entre-nœud jeune, dans les radiations rouges comme un entre-nœud plus âgé, et enfin dans les radiations bleues comme un entre-nœud encore plus âgé.

b. — Écorce.

Je passe maintenant à l'étude du développement relatif des tissus de l'écorce; je prends comme exemple le Marronnier d'Inde.

Æsculus Hippocastanum.

J'avais mis en expérience, au commencement du printemps, plusieurs pieds de cette plante avant le développement des bourgeons. Au bout de deux mois, les petits arbres avaient produit trois nouveaux entre-nœuds, aussi bien dans la lumière blanche que dans les lumières colorées. Les coupes faites dans l'entre-nœud basilaire de la portion de la tige formée pendant l'expérience donnent les résultats exprimés par le tableau ci-joint, dans lequel E représente le rapport de l'épaisseur totale de l'écorce à l'épaisseur de l'écorce primaire, et P le rapport de l'épaisseur totale de l'écorce à l'épaisseur du périderme.

	Épaisseur totale de l'écorce.	Épaisseur de l'écorce primaire.	Épaisseur du périderme.	E	P
Lumière blanche...	294 μ	192 μ	102 μ	1,53	2,88
— rouge.....	243 μ	189 μ	54 μ	1,28	4,50
— verte.....	302 μ	259 μ	43 μ	1,16	7,02
— bleue.....	288 μ	207 μ	81 μ	1,39	3,55

Aussi bien dans la lumière blanche que dans les lumières colorées, l'assise génératrice phellogénique a fonctionné et a produit un périderme plus ou moins développé, suivant la nature des radiations. Le rapport de l'épaisseur totale de l'écorce à l'épaisseur de l'écorce primaire n'est donc pas le même chez les plantes éclairées par les diverses radiations. Après la lumière blanche, c'est dans la lumière bleue qu'il est le plus grand; il est plus faible dans la lumière rouge, et plus faible encore chez les plantes exposées à la lumière verte. Cela signifie *qu'au bout du même temps*, par rapport à l'écorce entière, c'est dans la lumière verte que l'écorce primaire présente la plus grande épaisseur relative; l'épaisseur de cette écorce montre deux valeurs moins grandes, l'une plus élevée dans la lumière rouge, l'autre plus faible dans la lumière bleue. Mais cela ne veut pas dire que l'écorce primaire a toujours été plus grande dans le vert que dans le rouge, et dans le

rouge que dans le bleu. Ce résultat, obtenu au bout du même temps, tient à l'inégale précocité des formations secondaires du cylindre central. L'écorce primaire, développée sous le verre bleu, se trouve comprimée et aplatie par les formations secondaires *plus tôt* que sous les verres vert et rouge. L'épaisseur absolue de l'écorce primaire est évidemment en relation avec la rapidité du développement du cylindre central. En effet, nous avons montré plus haut

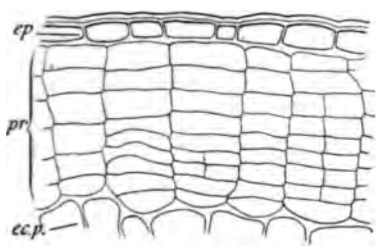


Fig. 17. — *Acer Pseudoplatanus*; développement du périderme à la lumière blanche; *ep*, épiderme; *pr*, périderme; *ec.p.*, écorce primaire.

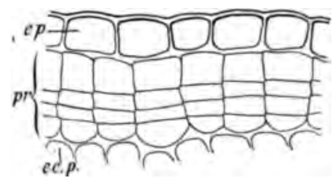


Fig. 18. — *Acer Pseudoplatanus*; développement du périderme à la lumière rouge; *ep*, épiderme; *pr*, périderme; *ec.p.*, écorce primaire.

que le cylindre central augmente en diamètre plus rapidement dans le bleu que dans le rouge, et dans celui-ci que dans le vert. Or, comme l'a montré M. Eberhardt (1), l'écorce peut suivre, sans se rompre, l'accroissement rapide du cylindre central. Les phénomènes dont l'écorce est le siège et les modifications qu'elle subit, sous la poussée du cylindre central, sont multiples et variables avec les espèces. Tantôt il y a formation de lacunes, tantôt il se produit des cloisonnements radiaux, tantôt enfin il y a écrasement d'un certain nombre d'assises de cellules à parois minces et peu résistantes à la pression exercée par le cylindre central. Chez le Marronnier d'Inde, on observe à la fois formation de lacunes et écrasement de cellules. Ceci étant donné, on comprend donc très facilement pourquoi l'écorce primaire, qui est formée de cellules à parois cellu-

(1) Eberhardt, *Modifications dans l'écorce primaire chez les Dicotylédones* (C. R. de l'Acad. des Sc., 13 févr. 1899).

losiques, n'a pas la même épaisseur relative dans les diverses espèces de radiations lumineuses. Là où le cylindre central présentera le plus grand diamètre relatif, l'écorce primaire sera devenue, à un certain moment, la moins épaisse, et inversement. Or, comme le diamètre relatif du cylindre central augmente plus rapidement dans le bleu que dans le rouge, et dans le rouge que dans le vert, l'épaisseur de l'écorce primaire, par suite de son aplatisse-

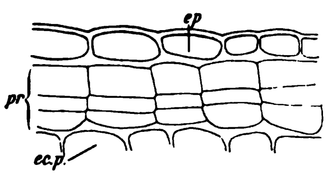


Fig. 19. — *Acer Pseudoplatanus*; développement du périderme à la lumière verte; *ep*, épiderme; *pr*, périderme; *ec.p.*, écorce primaire.

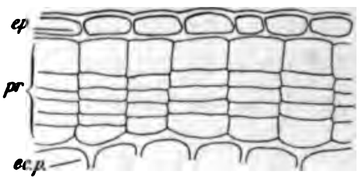


Fig. 20. — *Acer Pseudoplatanus*; développement du périderme à la lumière bleue; *ep*, épiderme; *pr*, périderme; *ec.p.*, écorce primaire.

ment, diminue plus dans le bleu que dans le rouge, et dans le rouge que dans le vert.

Quant au périderme, c'est dans la lumière bleue qu'il atteint le maximum d'épaisseur; vient ensuite, dans l'ordre décroissant, la lumière rouge, la lumière verte.

Ce que nous avons vu chez le Marronnier d'Inde s'applique également aux autres plantes ligneuses que j'ai étudiées, comme on peut s'en convaincre en examinant les tableaux suivants :

Quercus pedunculata.

	Épaisseur totale de l'écorce.	Épaisseur de l'écorce primaire.	Épaisseur du périderme.	E	P
Lumière blanche...	205μ	143μ	62μ	1,43	3,30
— rouge.....	148μ	113μ	35μ	1,30	4,22
— verte......	148μ	121μ	27μ	1,23	5,48
— bleue.....	135μ	98μ	37μ	1,37	3,64

Acer Pseudoplatanus (fig. 17, 18, 19, 20).

	Épaisseur totale de l'écorce.	Épaisseur de l'écorce primaire.	Épaisseur du périderme.	E	P
Lumière blanche...	329μ	246μ	83μ	1,33	3,96
— rouge.....	351μ	276μ	75μ	1,27	4,68
— verte......	272μ	227μ	45μ	1,19	6,04
— bleue......	245μ	189μ	56μ	1,29	4,37

Syringa vulgaris.

Lumière blanche...	186 μ	105 μ	81 μ	1,77	2,29
— rouge.....	172 μ	135 μ	37 μ	1,27	4,64
— verte......	194 μ	162 μ	32 μ	1,19	6,06
— bleue.....	221 μ	150 μ	71 μ	1,46	3,11

CONCLUSIONS

Les principaux résultats qui ont été obtenus en étudiant l'influence des radiations de différentes réfrangibilités sur les plantes peuvent être résumés comme il suit :

1. — Feuille.

1° Le limbe présente toujours le maximum de surface chez les plantes exposées à la lumière bleue ; c'est sous l'action des radiations vertes que cette surface est le plus petite, tandis que dans la lumière rouge les limbes ont des surfaces intermédiaires. Ce sont, par conséquent, les feuilles des plantes qui poussent dans la lumière bleue qui se rapprochent le plus, par la surface de leur limbe, des feuilles qui se sont développées à la lumière blanche ; l'effet produit par la lumière verte se rapproche le plus de l'effet produit par l'obscurité.

2° Quant à la longueur du pétiole, on peut distinguer deux groupes de plantes :

a. Chez beaucoup d'espèces, les pétioles se comportent comme des tiges : les pétioles les plus longs appartiennent aux tiges les plus longues et aux limbes les plus réduits. Ce sont donc les radiations vertes qui produisent la plus grande taille et les bleues la taille la plus courte ; dans la lumière rouge, l'effet obtenu est intermédiaire. Exemples : *Pæonia*, *Œnothera*, etc.

b. Dans d'autres espèces, on observe précisément le contraire, c'est-à-dire que les modifications sont toujours

comparables de la même manière à celles obtenues lorsqu'on compare la lumière totale à l'obscurité complète : les pétioles les plus longs appartiennent aux tiges les plus courtes et aux limbes les plus grands. C'est chez les plantes éclairées par la lumière verte qu'on trouve les pétioles les plus courts ; viennent ensuite, dans l'ordre croissant, la lumière rouge et la lumière bleue. Exemples : *Ricinus*, *Polygonum Fagopyrum*, *Rubus*, etc.

3° Quand la plante présente à la base de la tige une rosette de feuilles charnues et dépourvues de pétiole (*Sempervivum tectorum*, *S. arachnoideum*, etc.), ces feuilles s'accroissent en longueur comme des tiges, mais l'effet est notablement moindre que pour ces derniers organes. Les feuilles les plus longues appartiennent aux plantes éclairées par la lumière verte, les plus courtes aux plantes ayant poussé derrière l'écran bleu, tandis que les feuilles éclairées par la lumière rouge présentent une longueur intermédiaire. En même temps, ces feuilles sont d'autant moins larges qu'elles sont plus longues. Elles se distinguent aussi par ce fait, qu'au lieu d'être dressées et hyponastes, comme cela arrive à la radiation totale, elles sont horizontales et toujours épinastes.

4° Les diverses lumières colorées dont je me suis servi sont moins favorables au développement des tissus de la feuille que la lumière blanche.

5° Les épaisseurs des tissus palissadique et lacuneux, ainsi que la largeur moyenne des lacunes aérifères, ont un minimum de développement dans le vert. Ces diverses dimensions sont plus grandes dans le rouge et encore plus dans le bleu. Le développement du tissu assimilateur et du système aérifère varie par conséquent dans le même sens que l'action retardatrice des différentes radiations sur la croissance de la tige.

6° Les chloroleucites présentent quant à leur volume, leur nombre et leur disposition, des variations analogues à celles énoncées pour le tissu assimilateur : ils sont dans la lumière

verte plus petits, moins nombreux, à contours vagues, disposés sans ordre dans la cellule et contiennent moins de chlorophylle que dans les lumières rouge et bleue. Dans ces dernières lumières, les chloroleucites sont toujours nettement visibles, plus grands et disposés plus régulièrement le long des parois de la cellule; ils sont plus gros et plus verts dans le bleu que dans le rouge, dans celui-ci plus que dans le vert.

7° Le nombre des stomates par unité de surface est plus grand dans le vert que dans le rouge et dans le rouge que dans le bleu. Mais, comme je l'ai déjà remarqué ailleurs, cela ne veut pas dire que le nombre total des stomates est plus grand sur une feuille qui a été éclairée par la lumière verte, que sur une feuille qui a poussé dans le rouge ou dans le bleu. Ce nombre est en réalité le même pour les trois espèces de lumières colorées, parce que les cellules se divisent avec la même rapidité, et par conséquent le nombre total des cellules est, approximativement, le même dans les trois sortes de feuilles, comme je l'ai constaté par des mesures spéciales. Cela est d'ailleurs en concordance avec les faits observés en comparant les feuilles étiolées avec les feuilles cultivées en pleine lumière : il y a beaucoup plus de stomates, par unité de surface, dans le premier cas que dans le second. Or, Prantl (1) a montré que, chez la feuille qui se développe dans une obscurité complète et qui a son limbe très réduit, il se fait un grand nombre de divisions cellulaires. Sur la largeur de la feuille primordiale de *Phaseolus*, le nombre des cellules était, en effet, dans la graine non germée de 343, chez la plante étiolée de 1 375 à 2 571, chez la plante verte normale de 1 429 à 2 273.

8° Quant au développement du bois, du liber et du tissu cambial des nervures, ainsi que de la lignification des parois des cellules, la marche est la même que pour les mêmes tissus de la racine et de la tige, que je vais décrire.

(1) Prantl, *Arbeiten des bot. Inst. zu Würzburg*, fasc. III, p. 384.

2. — Racine.

Si nous considérons la croissance de cet organe et si nous nous reportons aux résultats obtenus dans la comparaison de ce même organe à la lumière et à l'obscurité, nous constatons que :

1° Pour une plante chez laquelle la lumière blanche retarde la croissance de la racine (*Lupinus albus, Faba vulgaris*, *Phaseolus multiflorus*, etc.), c'est la lumière bleue qui la retarde le plus, et alors, c'est à la lumière verte que les racines atteignent leur plus grande longueur, bien qu'elles soient encore moins longues qu'à l'obscurité.

2° Quand, au contraire, les racines d'une espèce sont plus longues à la lumière blanche qu'à l'obscurité (*Lepidium sativum*), c'est dans la lumière bleue qu'elles sont également les plus longues, et c'est sous l'influence des radiations vertes qu'elles atteignent leur plus faible dimension.

3° Quand, enfin, il n'y a que peu de différences entre les longueurs, à la lumière totale et à l'obscurité (*Vicia sativa*, etc.); il y en a également peu entre les longueurs obtenues aux diverses lumières colorées.

Quant à la morphologie interne, on constate :

4° Le diamètre du cylindre central et l'épaisseur de l'écorce ne présentent pas les mêmes dimensions chez les plantes exposées dans les diverses radiations : le maximum de ces dimensions est atteint dans les lumières bleue et rouge, le minimum dans la lumière verte. Comme pour l'épaisseur de la feuille, les dimensions de l'écorce et du cylindre central de la racine sont moins grandes dans le rouge que dans le bleu.

5° On observe des différences analogues pour le développement du bois et du liber, pour le fonctionnement de l'assise génératrice libéroligneuse, pour la lignification des parois. Dans les radiations vertes, le bois primaire présente très peu de vaisseaux, la différenciation des élé-

ments conducteurs secondaires est le moins avancée. Il en est de même de la lignification des parois des vaisseaux et des cellules du tissu mécanique. Ce sont les racines exposées à la lumière verte qui se rapprochent le plus, par leur structure, de celles qui croissent à l'obscurité. A la lumière rouge, la différenciation est déjà plus considérable ; enfin, dans la lumière bleue, les racines présentent des caractères de structure qui les rapprochent beaucoup des racines de la lumière blanche.

3. — Tige.

1° Parmi les trois espèces de lumières que j'ai employées (rouge, verte, bleue), ce sont les radiations vertes qui retardent le moins la croissance et donnent par suite les tiges les plus longues ; après les radiations vertes, viennent les radiations rouges, et enfin les radiations bleues. Cela n'est vrai, bien entendu, que si les cultures ne sont pas maintenues longtemps après la consommation des réserves; autrement les résultats obtenus ne sont plus comparables, car l'assimilation permet aux plantes dans la lumière bleue de continuer à se développer, tandis que les plantes périssent dans la lumière verte ;

2° Le développement des éléments conducteurs primaires et secondaires, le fonctionnement de l'assise génératrice libéroligneuse, la lignification varient dans le même sens que pour la racine ;

3° Le diamètre du cylindre central de la tige augmente plus rapidement dans la lumière bleue que dans la lumière rouge, et dans celle-ci plus rapidement que dans la lumière verte. Par suite de la précocité plus ou moins grande des formations secondaires, l'écorce primaire se trouve plus rapidement comprimée et aplatie dans le bleu que dans le rouge, dans le rouge que dans le vert ;

4° Le périderme de la tige présente un minimum de développement dans la lumière verte ; il est plus développé dans le rouge, plus encore dans le bleu.

COMPARAISON DES RÉSULTATS DES EXPÉRIENCES AVEC LES RÉSULTATS DÉJA CONNUS.

En définitive, si nous considérons les résultats exposés plus haut, on constate que c'est toujours la lumière verte qui est la plus défavorable au développement de la plante; en outre, les plantes éclairées par cette lumière périssent souvent après un temps relativement court, par rapport à la période de végétation de l'espèce considérée et cultivée dans les conditions normales. C'est dans la partie la plus réfrangible du spectre (représentée dans mes expériences par les radiations bleues et indigos), que les plantes poussent le mieux et présentent le maximum de développement de tous leurs tissus. Les radiations les moins réfrangibles (représentées dans mes expériences par les radiations rouges et une faible partie des radiations orangées) sont un peu moins favorables que les radiations de l'autre extrémité du spectre, mais elles permettent un développement beaucoup plus grand que les radiations vertes.

Tâchons maintenant d'expliquer, autant qu'il est possible, les résultats que j'ai obtenus. Pour cela, il faut nous rappeler comment varient sous l'influence des radiations des différentes réfrangibilités les principaux phénomènes dont la plante est le siège.

Je commence par le phénomène de la production de la chlorophylle. Tous les observateurs sont d'accord sur ce point que tous les rayons du spectre, pris séparément, peuvent déterminer la production de la chlorophylle. D'après Reinke (1), le maximum d'action revient aux radiations comprises entre les raies B et D de Fraunhofer (rouge, orangé, jaune). Il en est de même pour Wiesner (2), qui place ce maximum entre les raies B et E (radiations rouges, orangées, jaunes et une partie des vertes).

(1) Reinke, *Sitzungsb. der Berliner Akad.*, 1893, p. 536.
(2) Wiesner, *Die Entstehung des Chlorophylls in der Pflanze*. Wien, 1877.

La moitié la plus réfrangible du spectre a une influence moindre. Cependant Wiesner (1) a montré que cela n'est vrai que pour le cas où l'intensité de la lumière n'est pas assez grande pour décomposer une solution de chlorophylle pendant quelques heures. Il a trouvé, en effet, que dans une lumière diffuse dans laquelle une solution de chlorophylle commence déjà à se décomposer au bout de quelques heures, les plantes verdissent à peu près tout aussi vite dans les deux moitiés du spectre; enfin que les plantes étiolées verdissent plus rapidement sous l'action des radiations les plus réfrangibles que sous l'action des rayons les moins réfrangibles, si on expose les plantes en expérience à l'influence d'une lumière très forte (lumière solaire directe).

Wiesner explique ce phénomène de réversibilité de la manière suivante. A la lumière diffuse, la chlorophylle ne se décompose pas; toute la chlorophylle formée subsiste. Comme dans les lumières jaune, orangée et verte, la chlorophylle se forme plus vite que dans les lumières bleue et violette : il en résulte qu'il y aura plus de chlorophylle dans les plantes exposées aux premières espèces de lumières que dans les dernières. Sous l'action d'une lumière forte, la chlorophylle se décompose plus vite dans les lumières orangée, jaune et verte, que dans les lumières violette et bleue.

Par conséquent, toute la chlorophylle qui se forme à la lumière diffuse subsiste, tandis qu'à la lumière solaire directe, il ne reste que la différence entre la quantité produite et la quantité détruite. Or, cette différence est, à une lumière très forte, une quantité plus petite dans la moitié la moins réfrangible du spectre que dans la moitié la plus réfrangible.

Or, dans mes expériences, les plantes étaient plus vertes derrière l'écran bleu que derrière l'écran rouge; cela tient

(1) Wiesner, *Untersuch. über die Bezieh. d. Lichtes zum Chlorophyll* (Sitzungsb. d. k. Akad., Bd LXIX. Wien, 1874).

évidemment à ce fait que mes expériences ont été faites en pleine lumière solaire. Les feuilles des plantes que j'ai cultivées présentaient les différences de teinte indiquées dans le travail de M. Griffon (1) (Pl. III et IV, fig. 10_a, 10_b, 10_c) (2). Quant aux plantes qui ont poussé derrière l'écran vert, dont je me suis servi, elles étaient toujours moins vertes que dans le rouge et que dans le bleu.

Étant donné ce fait que dans les trois sortes de culture, les plantes n'avaient pas la même quantité de chlorophylle, il est évident que les plantes les plus vertes doivent assimiler plus que les autres. Ce que d'ailleurs a montré M. Griffon (3), qui, prenant des feuilles des plantes que je cultivais, et les faisant assimiler *à la lumière blanche*, a trouvé que pour l'*Arachis hypogæa* les différences étaient les suivantes. Au bout d'une demi-heure, les feuilles provenant de la lumière bleue avaient dégagé par unité de surface $0^{cc},054$ d'oxygène ; celles qui provénaient de la lumière rouge $0^{cc},041$, et enfin celles qui provenaient de la lumière verte $0^{cc},027$.

Pour le *Zea Mays*, l'auteur a trouvé comme quantité d'oxygène dégagé, par unité de surface, les chiffres suivants : $2^{cc},44$; $1^{cc},60$; $0^{cc},82$.

Or, comme la surface de l'ensemble des feuilles est plus petite dans le vert que dans le rouge et dans le rouge que dans le bleu, les différences d'assimilation totale sont bien plus grandes encore. Si l'on se rappelle, en outre, que la structure des feuilles varie dans le même sens que le verdissement (et sans contredit à cause de la variation même de ce verdissement), on s'explique très bien pourquoi les plantes cultivées derrière les trois espèces d'écrans colorés présentent, dans leur développement, les différences que nous avons vues.

(1) E. Griffon, *L'assimilation chlorophyllienne et la coloration des plantes* (Ann. des Sc. nat., Botanique, 1899).

(2) Ces figures ont été exécutées d'après des feuilles que j'ai mises à la disposition de M. Griffon pour étudier l'assimilation chlorophyllienne.

(3) E. Griffon, *loc. cit.*

D'autre part, M. Wiesner (1) a montré que la transpiration est plus énergique dans les lumières bleue et violette que dans les lumières rouge, orangée et jaune, c'est-à-dire que les radiations qui retardent le plus la croissance accélèrent le plus la transpiration.

Or, la transpiration a une influence importante sur la forme des plantes. Kohl (2) a montré que la longueur des entre-nœuds et la grandeur des feuilles sont en relation avec la quantité d'eau transpirée; d'après le même auteur, la structure des plantes dépend également de la transpiration. Dernièrement, M. Palladine (3) a proposé une explication de la forme des feuilles étiolées, en admettant qu'à l'obscurité c'est la diminution de la transpiration qui détermine le phénomène de l'étiolement. En effet, on sait depuis longtemps, et surtout depuis les recherches de Baranetzky (4) et de Wiesner (5), que les plantes transpirent moins à l'obscurité qu'à la lumière. Toutefois, d'après M. Palladine, ce qu'il importe de considérer pour expliquer l'étiolement, c'est moins la faible quantité d'eau transpirée à l'obscurité que la modification du rapport entre la transpiration de la feuille et celle de la tige. Considérons le *Vicia Faba* par exemple. A la lumière, les feuilles étant vertes, la transpiration a lieu surtout par ces organes, qui attirent ainsi sans cesse l'eau de la tige; celle-ci tend donc continuellement à manquer d'eau; elle ne développe que de très courts entre-nœuds. A l'obscurité, au contraire, où la couleur des feuilles ne peut plus avoir d'action, c'est la tige de la plante étiolée qui, à cause de sa grande surface, présente la transpiration la plus active.

(1) Wiesner, *Recherches sur l'influence de la lumière et de la chaleur rayonnante sur la transpiration des plantes* (Ann. des Sc. nat., 6e série, IV, 1877), et *Sitzungsb. der k. Akad. d. Wiss. zu Wien*, LXXIV, 1876.

(2) Kohl, *Die Transpiration d. Pflanzen und ihre Einwirkung auf die Ausbildung pflanzlicher Gewebe*, Marburg, 1886.

(3) Palladine, *Transpiration als Ursache der Formänderung etiolirter Pflanzen* (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., VIII, 1890).

(4) Baranetzky, *Ueber d. Einfluss einiger Bedingungen auf die Transpiration d. Pflanzen* (Bot. Zeit., 1872).

(5) Wiesner, *loc. cit.*, p. 477.

Ce sont alors les feuilles qui, à leur tour, manquent d'eau et ne se développent plus. Chez les plantes sans chlorophylle, il se produit même à la lumière, à cause de l'absence de la matière verte, ce qui n'a lieu chez le *Vicia Faba* qu'à l'obscurité. Cela s'explique par le fait que, quel que soit l'éclairement, les surfaces de transpiration seules sont à considérer, et la tige a, sous ce rapport, toujours l'avantage sur les feuilles; les limbes de celles-ci restent donc petits, se développant d'autant moins qu'elles contiennent moins de pigments chlorophylliens. Quelques autres exemples, cités par M. Palladine, semblent bien montrer que l'étiolement est dû à ces modifications du rapport de la transpiration des différents organes.

On peut citer l'expérience suivante de M. Palladine : des plantules de *Vicia Faba* étant placées à l'obscurité, on entoure leur tige de caoutchouc. La transpiration de cette tige est ainsi amoindrie, l'eau n'est donc plus enlevée aux feuilles, comme précédemment; on constate alors que ces feuilles se développent normalement.

Revenons aux résultats que j'ai obtenus; j'ai constaté que le limbe présente toujours le maximum de surface chez les plantes exposées à la lumière bleue; que c'est sous l'action des radiations vertes que cette surface est la plus petite, tandis que dans le rouge les limbes ont des surfaces intermédiaires. Or, aussi bien la méthode des écrans absorbants que celle du spectre donnent les valeurs suivantes pour la transpiration en une heure (1).

1. *Maïs* (méthode du spectre).

Rouge	35 milligr.
Jaune orangé	31 —
Vert	30 —
Bleu	40 —
Obscurité	24 —

2. *Maïs* (méthode des écrans absorbants).

Lumière jaune (bichromate de potasse)	121 milligr.
— verte (dissolution de chlorophylle)	117 —
— bleu (solution cupro-ammoniacale)	134 —
Obscurité	100 —

(1) Wiesner, *loc. cit.*

M. Van Tieghem (1) dit même qu'il est probable que la légère augmentation de la *transpiration chlorophyllienne*, observée dans le vert, est uniquement due à l'augmentation de la *transpiration proprement dite*, par ces rayons. S'il en est ainsi, la chlorovaporisation n'a pas lieu du tout dans les rayons verts. Cela est d'autant plus probable que les recherches de MM. Bonnier et Mangin (2), confirmées par celles de Henslow (3), prouvent que les rayons lumineux agissent dans le même sens sur la transpiration des plantes vertes que sur celle des plantes sans chlorophylle, telles que les Champignons.

Si l'on ne tient compte que de la transpiration, on peut donc expliquer la forme et même, jusqu'à un certain point, le développement des espaces aérifères du mésophylle des feuilles éclairées par les trois sortes de lumières colorées dont je me suis servi dans mes expériences.

Un autre point intéressant à considérer, c'est la formation des substances albuminoïdes dans les plantes.

Quoique, en ce qui concerne l'influence de la lumière et de l'obscurité sur la production de ces substances, les recherches soient pour la plupart contradictoires, il paraît que la synthèse des matières albuminoïdes, aux dépens des substances nutritives organiques ou inorganiques, se fait beaucoup mieux à la lumière qu'à l'obscurité [Hansteen (4), Godlewski (5), Palladine (6), Laurent, Marchall et Carpiaux (7)]. Or, MM. Lau-

(1) Van Tieghem, *Traité de botanique*, 2e édit., 1891, p. 187 (en note).

(2) Bonnier et Mangin, *Recherches sur la respiration et la transpiration des Champignons* (Ann. des Sc. nat., 6e série, XVII, p. 288, 1884).

(3) Henslow, *Transpiration of living protoplasma* (Journ. of Linn. Soc. London, 1888, XXIV).

(4) Hansteen, *Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch.*, XIV, 1896.

(5) Godlewski, cité par Susuki, in *Bot. Centralblatt*, Bd LXXV, p. 289.

(6) Palladine, *Influence de la lumière sur la formation des substances azotées vivantes dans les tissus des végétaux* (C. R. de l'Acad. des Sc., t. CXXVIII, p. 377; Revue gén. de Botanique, t. XI, p. 81).

(7) Laurent, Marchall et Carpiaux, *Recherches expérimentales sur l'assimilation de l'azote ammoniacal et de l'azote nitrique par les plantes supérieures* (Bull. de l'Acad. roy. des Sciences, des Lettres et des Beaux-Arts de Belgique, XXXII, 1896).

rent, Marchall et Carpiaux (1) soutiennent que la réduction des nitrates dans les feuilles vertes est un phénomène que domine l'action des rayons les plus réfrangibles du spectre. Il n'y a pas assimilation de l'azote nitrique par les feuilles vertes d'*Acer Negundo*, par exemple, sous les solutions de bichromate de potassium ou de sulfate de quinine. Cette assimilation est très active sous la solution de sulfate de cuivre et sous l'eau. Ce sont donc les rayons ultraviolets qui interviennent dans cette assimilation. Avec les feuilles blanches de la même espèce, il n'y a qu'une assimilation minime de l'azote ammoniacal, et peut-être elle est nulle sous les solutions de bichromate de potassium ou de sulfate de quinine; sous l'eau, elle est considérable. L'assimilation de l'azote ammoniacal est donc stimulée par les rayons ultraviolets.

D'autre part, M. Palladine dit avoir constaté que les feuilles placées dans une solution de saccharose à 5 p. 100 ou à 10 p. 100 ont donné comme résultats que, dans la moitié bleue du spectre, la régénération des matières protéiques s'effectue plus énergiquement que dans la moitié jaune du spectre (2).

Si les observations de MM. Laurent, Marchall et Carpiaux d'une part, de M. Palladine de l'autre, sont vraies, on comprend encore mieux pourquoi, dans mes cultures, les plantes cultivées derrière l'écran qui laisse passer les radiations les plus réfrangibles du spectre se développent mieux que sous l'action des radiations les moins réfrangibles.

Je veux mentionner encore les recherches qui ont été faites sur la formation des diastases. M. Green (3) s'est proposé de voir si toutes les radiations se comportent de la même manière vis-à-vis des diastases. Il a trouvé que les solutions aqueuses des amylases (amylase du malt, de la salive), ainsi que les amylases des feuilles vivantes, se

(1) *Loc. cit.*
(2) Palladine, *Revue gén. de Botanique*, t. XI, p. 81.
(3) Green, *loc. cit.*

comportent de deux manières différentes vis-à-vis de la lumière. Quelques régions du spectre accélèrent l'activité diastasique, aussi bien en solution aqueuse, que dans les feuilles vivantes; d'autres régions du spectre ont, au contraire, une action nuisible, c'est-à-dire que les diastases se détruisent sous l'action de ces radiations. L'action diastasique est représentée, pour les diverses radiations, par les nombres suivants : infrarouge + 10,8 ; rouge + 53,5; orangé + 4,7 ; vert — 15,7 ; bleu + 20,8. Par conséquent, ce sont les rayons verts qui sont nuisibles à la formation des diastases. Les diastases jouant un rôle très important dans les transformations des substances qui se trouvent dans la plante, on comprend encore mieux pourquoi, sous l'influence des rayons verts, les plantes non seulement se développent peu, mais encore qu'elles périssent au bout d'un temps relativement très court, par rapport à la période de végétation de l'espèce considérée et supposée cultivée dans des conditions normales.

Nous venons de passer successivement en revue les influences des diverses radiations sur la formation de la chlorophylle, sur l'assimilation chlorophyllienne, sur la transpiration des tissus verts, sur la formation des matières protéiques et sur la production ou la destruction des diastases. Or, si l'on additionne ces différents effets, produits sous l'influence des radiations de diverses couleurs, on voit que la somme des résultats favorables au développement et à la vie de la plante est plus grande dans le bleu que dans le rouge, et dans le rouge que dans le vert. L'ensemble de mes recherches donne une démonstration directe des conséquences que l'on pouvait déduire approximativement, d'après les travaux physiologiques que je viens de citer.

Mais cette démonstration directe était nécessaire; car, sans compter les faits nouveaux que j'ai pu mettre en évidence sur la forme et la structure des organes, je pense qu'elle apporte plus de netteté et plus de précision dans

l'analyse de l'action lumineuse. Cela tient surtout aux verres que j'ai employés, qui ne laissent passer, chacun, qu'une partie bien définie de la lumière, comprenant un groupe déterminé de radiations, qui correspondent presque exactement à un groupe de bandes d'absorption du spectre de la chlorophylle.

Ce travail a été fait au Laboratoire de Biologie végétale de Fontainebleau, où j'ai pu installer mes expériences dans de très bonnes conditions. J'adresse à M. Gaston Bonnier, professeur à la Sorbonne et directeur de ce Laboratoire, et à M. Dufour, directeur adjoint, mes bien vifs remerciements pour les précieux conseils qu'ils n'ont cessé de me prodiguer durant le cours de ces recherches.

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES

L, L_1 ou **l**, lumière blanche.
R, R_1 ou **r**, lumière rouge.
V, V_1 ou **v**, lumière verte.
B, B_1 ou **b**, lumière bleue.
O, obscurité.
ep. s., épiderme supérieur.
p., parenchyme en palissade.
l., parenchyme lacuneux.
ep. i., épiderme inférieur.
ch., chloroleucites.
li. p., liber primaire.
fl., fibres libériennes.
z. g., zone génératrice.
b. p., bois primaire.
b. s., bois secondaire.
pe., péricycle.

PLANCHE V

Spectres d'absorption des verres colorés comparés à celui de la chlorophylle.
Aspects des cultures de *Sempervivum tectorum* aux diverses lumières.

PLANCHE VI

Feuilles de *Pæonia officinalis* aux diverses lumières (L, B, R, V).
Feuilles de *Rubus fruticosus* aux diverses lumières (L_1, B_1, R_1, V_1, O).

PLANCHE VII

Faba vulgaris, coupes transversales de la feuille aux diverses lumières (R, V, B, L, O).
Faba vulgaris, cellules du parenchyme palissadique pour montrer l'aspect des chloroleucites (*ch.*) aux diverses lumières (**l**, **b**, **r**, **v**).

PLANCHE VIII

Cicer arietinum, coupes transversales de la racine, dans la lumière rouge (R) et dans la lumière verte (V).

LES CUTLÉRIACÉES

ET LEUR ALTERNANCE DE GÉNÉRATIONS

Par M. C. SAUVAGEAU.

Les observations de M. Reinke sur les Cutlériacées [78,2] laissaient entrevoir les relations qui existent entre les *Cutleria* et les *Aglaozonia*. Celles de M. Falkenberg [79,2] ont eu le mérite de les préciser davantage en montrant que l'*Aglaozonia* fait très probablement partie du cycle de développement du *Cutleria*. Il pouvait sembler alors qu'une alternance de générations, régulière et nécessaire, comparable à celle bien connue des Muscinées et des Cryptogames vasculaires, existe entre ces deux genres, le premier étant le sporophyte, le second le gamétophyte. Cependant, M. Falkenberg, tout en spécifiant, dans sa Liste des Algues du Golfe de Naples [79,1], que l'indépendance du genre *Aglaozonia* lui paraît douteuse, cite prudemment à part les *Cutleria* et les *Aglaozonia*. M. Berthold [82], Hauck [85], M. Ardissone [86], ont observé la même réserve. Mais dans des livres classiques plus récents, publiés par M. Kjellman [93], M. de Toni [95], etc..., ce que les auteurs originaux donnaient comme une probabilité devient une certitude, et le genre *Aglaozonia* est confondu dans une description unique avec le genre *Cutleria*. Les recherches postérieures de M. Church [98] et de M. Kuckuck [99], bien qu'incomplètes, paraissent leur donner raison. Mais, d'après les observations de ces derniers auteurs et d'après les miennes, si l'alternance de générations

est possible ou même fréquente, elle n'est nullement nécessaire. Un *Cutleria* peut naître directement d'un *Cutleria* sans passer par le stade *Aglaozonia*, de même qu'un *Aglaozonia* peut provenir directement d'une zoospore d'*Aglaozonia*. D'ailleurs, dans certaines régions, on trouve seulement l'une des deux plantes.

Tout en considérant l'*Aglaozonia* ou le *Cutleria*, pris isolément, comme des plantes incomplètes, il paraît donc préférable, tout au moins pour le moment, de séparer leurs descriptions dans les livres généraux et de leur conserver une diagnose spéciale; on faciliterait ainsi les déterminations et l'étude de la distribution géographique.

En effet, si l'*A. parvula* semble bien la forme asexuée du *C. multifida*, l'*A. chilosa*, qu'avec M. Falkenberg on suppose généralement représenter le sporophyte du *C. adspersa*, n'appartient probablement pas à cette espèce, et paraît plutôt un sporophyte dont on ignore le gamétophyte. L'*Aglaozonia* du *C. adspersa* serait au contraire une plante méconnue jusqu'à présent, et que je désigne plus loin sous le nom d'*A. melanoidea*.

J'ai dit naguère [96,1] combien nos connaissances sur la reproduction des Cutlériacées sont incomplètes. Depuis, elles ont notablement progressé ; le problème est serré de plus près. Je ne crois pas inutile, au début de ce Mémoire, de revenir sur l'historique des travaux consacrés à cette étude, pour mettre la question au point, espérant ainsi faciliter sa solution. La reproduction des Cutlériacées, dans sa complexité, n'intéresse pas seulement les algologues, mais tous ceux qui s'occupent de biologie générale; elle présente un intérêt particulier aux multiples points de vue de la sexualité et de la parthénogenèse, de l'alternance des générations et du polymorphisme, de l'influence des conditions extérieures sur le développement, et de la distribution géographique.

CHAPITRE PREMIER

EXAMEN CRITIQUE DES TRAVAUX PUBLIÉS SUR LES CUTLÉRIACÉES.

§ 1. — Travaux des anciens auteurs.

Thuret [50], en montrant que les organes reproducteurs pluriloculaires du *Cutleria multifida* renferment des corpuscules motiles pourvus de cils, et sont des anthéridies et des oogones, séparait des Dictyotacées le genre *Cutleria*, représenté sur nos côtes par les deux espèces *C. adspersa* et *C. multifida*, pour en faire une famille à part. Mais les oosphères observées par Thuret à Saint-Vaast-la-Hougue germaient constamment sans le concours des anthérozoïdes; cette parthénogenèse pouvait s'expliquer par le très petit nombre des individus mâles vivant dans cette localité, par rapport aux plantes femelles. Tandis que la plante adulte est une lame membraneuse, les germinations obtenues par Thuret étaient des filaments cloisonnés transversalement, non terminés en poil, et fixés par des rhizoïdes basilaires; les cellules inférieures de cette fronde confervoïde portent des branches dressées d'apparence semblable au filament principal. Les plantules ne se développèrent pas assez pour indiquer leur sort ultérieur et Thuret s'abstient de toute conjecture à leur sujet.

D'après les frères Crouan [55], les oosphères du *C. multifida* germent aussi à Brest sans subir de fécondation.

Les observations de Derbès et Solier [56], faites sur les bords de la Méditerranée, manquent de précision quant à la fécondation du *C. adspersa*, mais elles paraissent nécessairement d'accord avec celles de Thuret quant au *C. multifida*, puisque ces auteurs ont vu seulement des plantes femelles. Toutefois, de même que les frères Crouan, ils n'ont pas suivi aussi loin que Thuret les germinations obtenues.

En 1857, on ne connaissait du *Zonaria collaris* que son

thalle rampant et coriace se multipliant par des proliférations sur sa face supérieure, déjà mentionnées par M. J. Agardh [48], mais on ignorait les vrais organes reproducteurs. On le rangeait parmi les Dictyotées du genre *Zonaria* simplement à cause de l'aspect extérieur du thalle âgé. Mais les frères Crouan [57] découvrirent des anthéridies et des oogones identiques à ceux des *Cutleria*, à cette différence près qu'ils étaient monoïques et répartis d'un seul côté de la fronde. Ces caractères leur parurent avoir une importance générique, et ils donnèrent à la plante le nom de *Zanardinia collaris*, du nom de genre antérieurement proposé par Nardo (1).

On admettait, à la même époque, deux espèces dans le genre *Aglaozonia* (*A. parvula* Zan. et *A. reptans* Kütz.), voisin du genre *Zonaria* d'où Zanardini l'avait retiré en 1843. Mais les frères Crouan [57] en firent les premiers connaître les organes reproducteurs. Ils les décrivent comme des sporanges uniloculaires dressés sur le thalle rampant, avec huit zoospores en file, ressemblant par leur taille et leur forme aux oosphères des *Cutleria* et du *Zanardinia*. Ils considèrent l'*Aglaozonia* comme voisin de ces deux derniers, et les découvertes ultérieures ont confirmé cette manière de voir (2).

(1) Les frères Crouan connaissaient uniquement la plante âgée, à bords rongés, ne s'accroissant plus, car ils prenaient les jeunes proliférations pour des *C. adspersa* épiphytes, et, en effet, le *Zanardinia* jeune a beaucoup de ressemblance avec le *C. adspersa* stérile. Zanardini [65], trouvant le bord de la fronde jeune très comparable à celui des *Cutleria*, et considérant, non sans raison, l'hermaphroditisme comme un caractère insuffisant pour justifier la séparation d'un genre, appelait cette plante *Cutleria collaris*, nom sous lequel elle fut souvent désignée depuis. Toutefois, la découverte de la fronde asexuée par M. Reinke l'éloigne suffisamment des *Cutleria* pour autoriser la conservation du genre *Zanardinia*.

(2) Toutefois, la raison qu'ils en donnent, à savoir que ces sporanges renferment huit zoospores, et que les oogones des *Cutleria* et *Zanardinia* ont aussi huit oosphères disposées toutefois sur deux rangs au lieu d'un, est sans aucune valeur. Il s'agit là, en effet, d'organes bien différents au point de vue morphologique, puisque les uns sont uniloculaires et les autres pluriloculaires. Mais ce que les frères Crouan cherchaient avant tout, semble-t-il, c'était à battre en brèche l'idée de Thuret, c'est-à-dire à prouver que les *Cutleria* ne doivent pas être retranchés des Dictyotacées, et ils étaient conduits à faire de cette famille un groupe des plus hétérogènes. Pour eux, toutes les Algues brunes à cellules périphériques rectangulaires et alignées étaient des Dictyotacées. Ce caractère était le lien unissant une série de

Depuis, on a reconnu que les deux noms *A. reptans* et *A. parvula* sont synonymes. La plupart des auteurs emploient actuellement le nom d'*A. reptans*, bien que *A. parvula*, plus ancien, ait droit de priorité. Dans les pages qui suivent, j'emploierai uniquement celui d'*A. parvula*, quelle que soit la dénomination usitée dans les Mémoires dont j'aurai à m'occuper (1).

Les anciens auteurs savaient que le bord des *Cutleria* et *Zanardinia* est frangé. M. de Janczewski [75] a montré que les *fils de la frange* (2), intimement soudés à leur base, sont la continuation immédiate des séries cellulaires du thalle. Chacun possède, à sa base, un accroissement trichothallique qui, d'une part, régénère les fils usés à leur sommet et,

plantes à organes reproducteurs insuffisamment connus. Thuret, au contraire, s'appliquait à l'étude morphologique et physiologique des organes reproducteurs et fondait sur eux ses divisions des Algues brunes (Thuret [55]).

(1) L'*Aglaozonia* sur lequel les frères Crouan découvrirent des sporanges uniloculaires était l'*A. reptans*. Mais Harvey [46], par la comparaison d'échantillons stériles d'*A. reptans* et d'*A. parvula*, et Zanardini [65], par la comparaison d'échantillons fertiles, reconnurent l'identité des deux espèces. Le nom spécifique de l'*A. parvula* (*Zonaria parvula* Greville, 1828) étant plus ancien que celui de l'*A. reptans* (*Zonaria reptans* Crouan, 1833) fut adopté par raison de priorité. Mais M. Reinke, dans un paragraphe de son étude des Dictyotacées intitulé *Zonaria parvula* Grev., dit qu'il a trouvé à Naples, croissant souvent mélangées, deux plantes à peine distinctes l'une de l'autre, et de même mode d'accroissement, mais l'une produit des sporanges d'*Aglaozonia* et l'autre des tétrasporanges de Dictyotée. Or, les frères Crouan n'admettent pas, dans leur Florule du Finistère [67], sans en donner les raisons, et sans citer l'*Iconographia* de Zanardini [65] parue deux ans auparavant, que l'*A. reptans* soit synonyme de l'*A. parvula*. M. Reinke, s'appuyant sur leur témoignage, en conclut que l'*Aglaozonia* de Naples pourrait bien être celui étudié par les frères Crouan, et le *Zonaria* de Naples la plante décrite pour la première fois par Greville. C'est ainsi que M. Reinke substitue dans son Mémoire le nom d'*A. reptans* à celui d'*A. parvula*. Depuis, de nombreux auteurs, tels que Falkenberg [79, 1; 79, 2], Berthold [82], Hauck [85], Bornet [92], Holmes et Batters [92], etc., ont fait de même. La raison invoquée par M. Reinke ne me paraît pas valable, et je préfère, avec Kjellman [83], Ardissone [86], Batters [89], Kuckuck [99], etc., employer le nom d'*A. parvula* Zanard. Il y a lieu de remarquer encore que le *Zonaria parvula* Reinke n'est point une Cutlériacée comme le dit M. de Toni [95, p. 234]. — (Voy. plus loin, chap. II, § 4.)

(2) J'emploie ici le mot *fil* pour désigner chaque filament de la frange; il me paraît préférable aux mots *poil* et *cil*, souvent usités et pris aussi, comme on sait, dans une autre acception.

d'autre part, permet l'accroissement du thalle, car les cellules formées au-dessous de la zone d'accroissement se soudent aussitôt latéralement à leurs voisines. Le thalle des Cutlériacées a donc une origine aussi remarquable qu'exceptionnelle ; il est dû à des cloisonnements suivis de soudures. M. de Janczewski supposait que ce mode de végétation se retrouve chez le *Carpomitra* et le *Sporochnus*, et M. Johnson [91] a récemment vérifié qu'il en est réellement ainsi. Ceci indique une parenté réelle entre les Cutlériacées et les Sporochnacées, et rend plus désirable encore la découverte des organes pluriloculaires de ces dernières. L'accroissement du thalle de l'*Aglaozonia*, dont s'occupe aussi M. de Janczewski, est dû à un cloisonnement marginal, et n'a rien de commun avec celui des *Cutleria*.

§ 2. — Mémoires de M. Reinke [76; 78].

La connaissance du rôle des organes reproducteurs des Cutlériacées n'avait fait aucun progrès depuis le Mémoire de Thuret, quand M. Reinke reprit la question à Naples en 1875 et 1876.

Il a trouvé en octobre le *Zanardinia* sous forme de lames coriaces, d'un brun noirâtre, stériles, à bords rongés, qui sont des plantes âgées. En janvier, elles produisent sur leur face supérieure, par prolifération, de jeunes thalles rajeunissant et multipliant la plante. Ceux-ci, ombiliqués, « en forme de Pezize », frangés, ont permis à l'auteur de donner une description de l'accroissement du thalle, concordante avec celle de M. de Janczewski, mais plus détaillée. Les plantules adventives, d'abord en entonnoir, s'élargissent ensuite, s'étalent, prennent la forme caractéristique (1).

(1) M. Reinke [78] représente sur la figure 12 (*loc. cit.*, Pl. 2 (IX)) une coupe longitudinale à travers une très jeune plantule adventive, et sur la figure 13 le schéma d'une autre plantule un peu plus âgée. Je n'ai pas étudié ces plantules nées par prolifération, mais la disposition des filaments, indiquée par M. Reinke, ne correspond point à la structure des plantules de germination de *Cutleria* que je décris plus loin (Voy. fig. 18).

Bien que le *Zanardinia* ne soit pas très rare dans la Méditerranée, Zanardini n'avait pas réussi à le rencontrer pourvu des organes reproducteurs décrits par les frères Crouan. M. Reinke, plus heureux, retrouva des individus monoïques en novembre et décembre. Les logettes des anthéridies et des oogones ont une déhiscence indépendante, comme Thuret l'avait observé pour le *C. multifida*, et les oosphères et les anthérozoïdes sont aussi très comparables à ceux de cette plante. Les oosphères ne germent, et même ne se recouvrent d'une membrane, qu'après avoir été fécondées, et l'auteur décrit en détail la fusion des corpuscules mâles et femelles. Les germinations représentées sur les figures 21 et 22 (*loc. cit.*), âgées de huit semaines, sont des filaments d'une trentaine de cellules non terminés en poil, à zone d'accroissement située un peu au-dessus de la base; sur l'un des filaments, la cellule inférieure est cloisonnée suivant la longueur. Il semble qu'elles auraient pris ultérieurement une plus grande ressemblance encore avec les germinations de Thuret; elles ressemblent aussi à un fil isolé de la frange d'un individu adulte, mais elles ne nous laissent pas supposer comment elles peuvent prendre la forme et l'état caractéristique du thalle à filaments fasciés (1).

A la même époque, M. Reinke trouva des thalles asexués, de forme et de structure identiques aux thalles monoïques, et cette importante découverte a jeté un jour nouveau sur la reproduction des Cutlériacées. Les sporanges forment de très larges sores à la surface des vieux thalles, ou même les recouvrent complètement; ils sont dressés, uniloculaires, et renferment souvent 4-6 zoospores en file. Les zoospores, très semblables aux oosphères, germent facilement; elles produisent des filaments semblables aussi, mais l'auteur les a suivis plus longtemps et, après trois mois de culture, les plantules portent des commencements de ramification basilaire, et leurs cellules inférieures sont cloisonnées

(1) Les cultures de M. Reinke furent ensuite viciées par des germinations étrangères; j'en ai parlé autrefois [96, 1], il est inutile d'y revenir ici.

longitudinalement (*loc. cit.*, Pl. 3 (X), fig. 8, 10, 11).

M. Reinke a retrouvé dans la nature, sur des coquilles, des plantules un peu plus avancées (*loc. cit.*, Pl. 2 (IX), fig. 14), et il suppose qu'elles donneront, par leur développement ultérieur, des individus « en forme de Pezize ». Il les attribue à la germination des spores, et je n'en saisis pas la raison, puisque les germinations des œufs et des zoospores semblent identiques. Quoi qu'il en soit, tandis que les plantules adventives sont abondantes et en parfait état de végétation au mois de mars, celles provenant de la reproduction sexuée ou asexuée, végétant à côté dans la mer, dépérissent et tendent à disparaître. Si l'on se rappelle que les auteurs antérieurs ont tous constaté la présence de jeunes individus adventifs sur les vieux thalles, on pourrait, semble-t-il, en induire que le *Zanardinia*, à Naples, se conserve et se propage surtout par boutures. De l'existence de deux thalles, l'un sexué, l'autre asexué, on ne peut naturellement conclure à la nécessité d'une alternance de générations.

L'auteur a étudié aussi le *C. multifida*. Tandis que Thuret trouvait à Saint-Vaast un individu mâle pour cent femelles, M. Reinke trouve à Naples trois frondes mâles pour deux femelles, et la fécondation est toujours nécessaire; les oosphères, isolées des anthérozoïdes, ne germent point. L'auteur, moins heureux qu'avec le *Zanardinia*, décrit une fécondation par diffusion entre une oosphère et un anthérozoïde, pourvus chacun d'une mince membrane, qui est assurément le résultat d'une erreur d'observation.

M. Reinke a dû interrompre ses cultures après un mois. L'œuf produit d'abord un rhizoïde, puis sa partie supérieure se cloisonne plusieurs fois transversalement, mais le filament reste court et des cloisons longitudinales apparaissent de bonne heure dans les cellules superposées. Les plantules ne correspondent donc point à celles décrites par l'auteur pour le *Zanardinia*, ni par Thuret pour le *Cutleria*, ni aux jeunes plantules adventives qu'il a parfois rencontrées. Étant donné que les cultures de l'auteur furent plusieurs fois envahies par

des germinations de *Desmotrichum*, il est assez difficile de savoir ce qui revient exactement au *Cutleria* dans ses descriptions. Toutefois, les figures 20 à 30 (Pl. 1 (VIII)) et 1, 2, 3 (Pl. 2 (IX)) paraissent bien se rapporter au *Cutleria*, et si l'auteur n'avait pas dû quitter Naples prématurément, il aurait vu ce que M. Falkenberg découvrit deux ans plus tard.

Comme on n'a jamais signalé de vrais sporanges sur un thalle de *Cutleria*, l'auteur s'est demandé si un sporophyte n'existerait pas, correspondant à celui du *Zanardinia,* mais assez différent du thalle sexué pour avoir été méconnu jusqu'alors. Il a repris l'étude de l'*Aglaozonia parvula*, dont les sporanges décrits par les frères Crouan se rapprochent beaucoup de ceux du *Zanardinia*. Ils renferment 4-6 zoospores disposées en file, identiques à celles du *Zanardinia*, qui ont germé en un filament monosiphonié (*loc. cit.* Pl. 4 (XI), fig. 20 à 27) assez difficile à apprécier.

M. Reinke a été gêné, dans la généralisation des résultats de son étude, par les impuretés (*Desmotrichum*) de ses cultures. Toutefois, à l'idée d'un *Aglaozonia* représentant la forme asexuée du *Cutleria*, il préfère celle d'un genre *Aglaozonia* indépendant, à organes sexués encore inconnus. Les oosphères des *Zanardinia* et *Cutleria* n'ont jamais germé sous ses yeux qu'après fécondation, mais il ne conteste pas la parthénogenèse observée à Saint-Vaast donnant, dit-il, des plantules plus ressemblantes à la plante mère que celles de Naples ; le *C. multifida* n'ayant point de zoospores, les oosphères parthénogénétiques les remplaceraient quand les anthéridies manquent.

§ 3. — Mémoire de M. Falkenberg [79, 2].

On voit que les questions à résoudre étaient nombreuses. M. Falkenberg s'est appliqué à étudier à Naples, en 1878, la fécondation et la germination de l'œuf du *C. multifida*.

De même que M. Reinke, il n'a jamais obtenu de germi-

nations parthénogénétiques, et cinq jours au plus tard après la déhiscence, toutes les oosphères non fécondées sont mortes. La fécondation se fait par une pénétration rapide, comme dans le *Zanardinia*, après que l'oosphère arrêtée a perdu ses cils. Un fait bien surprenant, affirmé par M. Falkenberg, est que les oosphères sont encore presque toutes susceptibles de recevoir la fécondation trois jours après s'être arrêtées, et que même le quatrième jour près de la moitié sont dans cet état.

La germination commence aussitôt, et vingt-quatre heures après elle a déjà produit un filament de quatre cellules; la première cloison sépare un rhizoïde qui reste court et s'étale si la plantule est fixée, ou bien s'allonge si elle est flottante. Le jeune filament dressé acquiert, par cloisonnement intercalaire, 8-15 cellules superposées, et l'on voit parfois apparaître une cloison transversale dans les cellules ainsi limitées. Il en résulte une petite *colonnette* massive (1), dont M. Reinke semble avoir vu les débuts. Bien que la germination soit d'abord rapide, ce stade n'est atteint qu'après 4-6 semaines, sans période de repos.

Sur les plantules de 6-8 semaines, une cellule de la base de la colonnette dressée (parfois plusieurs) fait saillie, se divise, et, par des cloisonnements radiaux et tangentiels, donne une petite *lame rampante*, perpendiculaire à la colonnette, continuant à s'accroître par les mêmes cloisonnements radiaux et tangentiels, tandis que, par des cloisonnements parallèles à la surface, elle prend trois épaisseurs de cellules. Pendant ce temps, la colonnette ne varie pas. La forme inattendue de cette plantule n'est pas pathologique, car l'auteur en a obtenu des milliers d'exemplaires et jamais d'autres. Il en a même trouvé quelques-uns sur des rochers submergés, mais dont la colonnette est notablement plus haute que dans les plantules de culture (*loc. cit.*, fig. 16). Il en a maintenu en

(1) Je préfère ce nom de *colonnette* à celui de *pied* employé par M. Falkenberg (*Keimfuss*), car au pied de ce pied va se développer autre chose, la *lame rampante* d'*Aglaozonia*.

culture pendant huit mois; la lame rampante se lobe irrégulièrement en s'élargissant. La plus grande plantule obtenue (*loc. cit.*, fig. 22) avait plus d'un millimètre dans sa plus grande largeur (1).

Évidemment, la colonnette est une sorte de proembryon non susceptible d'accroissement ultérieur, et la lame rampante basilaire est au contraire l'état jeune d'une plante nouvelle. Mais le mode d'accroissement marginal de celle-ci, qui n'a rien de commun avec celui d'un *Cutleria*, est au contraire étroitement comparable à celui de l'*Aglaozonia*. Et ce dernier étant une plante asexuée, M. Falkenberg en conclut qu'il doit y avoir une alternance de générations entre le *C. multifida* comme gamétophyte, et l'*A. parvula* comme sporophyte. On n'a jamais cité, il est vrai, de colonnette sur un *Aglaozonia*, mais on n'en connaît point l'état jeune. Si les plantules à lame rampante des cultures avaient pu être suivies plus longtemps, dit l'auteur, elles auraient sans doute produit des sporanges uniloculaires, et les zoospores de l'*Aglaozonia* doivent germer en *Cutleria*. Enfin, ni M. Reinke ni M. Falkenberg n'ayant obtenu de germination parthénogénétique, et la germination des œufs fécondés donnant autre chose qu'un *Cutleria*, l'auteur, oubliant que les dessins de Thuret ont la plus grande ressemblance avec ceux de M. Reinke, pour le *Zanardinia*, en conclut que les plantules figurées par Thuret appartiennent probablement à un *Ectocarpus* plutôt qu'à un *Cutleria*.

Nous verrons dans la suite que les plantules obtenues par Thuret sont au contraire le début d'un vrai *Cutleria* à thalle fascié. Les oosphères peuvent donc produire deux sortes de plantules et, pour éviter des périphrases, je donnerai le nom de *Forme Thuret* aux plantules destinées à se changer en vrai *Cutleria* et *Forme Falkenberg* à celles destinées à se transformer en *Aglaozonia*.

Un fait important pour la parenté des *Cutleria* et *Aglaozonia* est indiqué par M. Falkenberg. L'*A. parvula*, en lames

(1) Mesuré sur le dessin, indiqué comme grossi 50 fois (*loc. cit.*, p. 447) à 60 fois (*loc. cit.*, p. 433).

membraneuses, irrégulièrement lobées et incisées, ressemblant par sa forme aux plantules de culture, et croissant comme le *C. multifida* à quelques mètres au-dessous de la surface, n'est pas la seule espèce de ce genre dans le Golfe de Naples. En effet, l'auteur en a trouvé une autre, charnue, coriace, rubanée, rarement bifurquée, croissant toujours à 20-40 mètres de profondeur, comme le *C. adspersa*, dont elle pourrait bien être le sporophyte, et M. Falkenberg lui donne le nom provisoire d'*A. chilosa*.

§ 4. — Mémoire de M. de Janczewski [83].

M. de Janczewski a cherché à vérifier à Antibes, sur le *C. adspersa*, les faits observés à Naples par MM. Reinke et Falkenberg sur le *C. multifida*.

Les oosphères non fécondées ne germent point. Leur déhiscence se fait de grand matin; elles arrivent au repos dans les premières heures de l'après-midi. Si la fécondation n'a pas lieu, elles se désorganisent peu après, ou seulement le lendemain, et après s'être entourées d'une membrane. Mais, lorsqu'il y a des anthérozoïdes dans les cultures, ceux-ci sont attirés par les oosphères au repos et peuvent même leur imprimer un mouvement de rotation. Toutefois, l'auteur n'a jamais pu assister, dans des cultures cellulaires, à la fusion des protoplasmes, et la fécondation ne s'y fait réellement pas. Mais elle a lieu dans des vases plus grands, car on y retrouve des œufs à deux points rouges, et ce sont les seuls qui germent.

La germination commence rapidement; la première cloison limite une cellule radiculaire et une cellule supérieure qui se cloisonne plusieurs fois transversalement. Au bout d'une vingtaine de jours, les plantules ont 5-6 cellules; l'accroissement terminal est fini, mais la cellule supérieure se prolonge en un poil dressé, incolore, comme les auteurs précédents n'en ont point cité. Pendant que se forment de nouvelles cloisons transversales intercalaires, sans méristème,

des cloisons longitudinales se produisent. La plantule est un petit cylindre (*loc. cit.*, Pl. XIV, fig. 1), devenant ensuite plus irrégulier; des rhizoïdes naissent en des endroits variables sur la face regardant la paroi du vase de culture, tandis que des poils semblables au poil terminal naissent sur la face opposée. Les germinations sont alors nettement dorsiventrales (*loc. cit.*, fig. 2). L'auteur cite même une germination plus trapue portant une petite touffe latérale de poils tout auprès de laquelle le tissu du germe est plus volumineux (*loc. cit.*, fig. 3), et il se demande si ce détail a une signification ultérieure. Les plantules les plus âgées avaient deux mois.

Avec sa disposition dorsiventrale, cette forme de germination ne correspond point, en apparence, à la description de M. Falkenberg; elle ne paraît devoir donner ni un *Aglaozonia* ni un *Cutleria*, et l'auteur s'abstient d'ailleurs de toute interprétation. Elle est cependant étroitement comparable à la forme falkenbergienne obtenue à Naples. Les figures des premiers états (*loc. cit.*, Pl. XIII, fig. 18-21 ; Pl. XIV, fig. 1) correspondent au début de la colonnette du *C. multifida* et le poil terminal paraît être une différence spécifique du *C. adspersa*. Comme on verra plus loin que les colonnettes du *C. adspersa* peuvent présenter plusieurs touffes de poils, celles vues par M. de Janczewski sont donc normales, et la protubérance de la figure 3 (*loc. cit.*) est le premier début de la lame rampante d'*Aglaozonia*. Quant à la plantule de la figure 2 (*loc. cit.*), sa dorsiventralité est artificielle ; elle tient à un éclairement trop unilatéral qui a amené le développement de rhizoïdes sur la face moins éclairée. Normalement, la plantule de la figure 1, âgée seulement de 40 jours, devrait être complètement dressée, et le poil devrait être terminal et dans le prolongement de la colonnette, au lieu de lui être perpendiculaire. Si cette plantule de la figure 1 avait continué à vivre, des rhizoïdes se seraient certainement développés à la face inférieure de la colonnette, des poils auraient poussé sur la face supérieure, et la lame d'*Aglaozonia* se serait étalée dans son plan et non dans un plan perpendiculaire.

Les germinations de M. de Janczewski, au lieu d'être en opposition avec celles de M. Falkenberg, comme je l'avais cru d'abord [96, p. 237] sont au contraire parfaitement concordantes. Elles sont concordantes aussi sous le rapport de l'absence de parthénogenèse. Mais l'auteur ne nous dit rien de l'*A. chilosa*, qui n'a pas encore été rencontré à Antibes (Bornet, *in litt.*).

§ 5. — Premier Mémoire de M. Kuckuck [94].

Les gamétophytes de Cutlériacées que nous connaissons sont des lames monoïques ou dioïques à bord frangé. Mais M. Kuckuck a trouvé à Helgoland, sur des pierres draguées, mises en culture, des plantules filamenteuses qui portent des oogones de *Cutleria*. Grâce à quelques cloisons longitudinales, la base forme souvent un petit corps cellulaire fixé par des rhizoïdes, qui se prolonge supérieurement en un filament monosiphonié, simple ou ramifié, à croissance trichothallique. L'auteur a trouvé aussi de minuscules thalles normaux de *C. multifida*; mais, bien qu'il annonce avoir vu des formes de passage des uns aux autres, il n'interprète point les premiers comme devant donner naissance aux seconds par coalescence, car il crée pour ses plantules filamenteuses une variété *confervoides* du *Cutleria multifida*. M. Kuckuck n'a vu dans la nature ni la forme normale ni la forme confervoïde.

§ 6. — Mémoire de M. Church [98].

Étant donnés les résultats obtenus dans la Méditerranée, il était intéressant de reprendre, sur un autre point de la Manche, les expériences de Saint-Vaast-la-Hougue.

M. Church trouve abondamment le *C. multifida* en été à Plymouth ; en pleine reproduction en août, il disparaît en octobre. Contre un très grand nombre de plantes femelles, l'auteur a rencontré seulement deux ou trois indi-

vidus mâles, aussi bien en 1896 qu'en 1897. Des expériences entreprises avec des individus mâles et femelles n'ont pas réussi, les plantes étant mortes. Dans des vases renfermant seulement des plantes femelles, les oosphères germent facilement et en abondance. Cette germination parthénogénétique appuie donc les affirmations de Thuret. Toutefois, le résultat du développement est bien différent : au lieu d'être une forme thurétienne, c'est une forme falkenbergienne. Le cloisonnement d'abord transversal, puis longitudinal, donne une colonnette fixée par un ou deux rhizoïdes qui, après trois semaines, est assez massive (*loc. cit.*, Pl. VIII, fig. 11 à 14). Ensuite se produit l'accroissement basilaire en lame d'*Aglaozonia* et M. Church en représente de beaux exemples (*loc. cit.*, Pl. IX) ; cette lame dorsiventrale est due, dit l'auteur, à un stimulus de contact, car, suivant la position de la colonnette dans la culture, il peut y avoir une seule lame, inférieure, ou une lame à chaque extrémité, ou plusieurs lames en des points variés de la colonnette (1).

Ces germinations appartiennent sûrement à la forme falkenbergienne, mais l'auteur ne signale pas un fait assez frappant. En effet, les colonnettes représentées par M. Falkenberg [79, 2] sont de très petites dimensions; ainsi, celle de la figure 21 (*loc. cit.*), appartenant à une plantule âgée de huit mois, a seulement six étages de cellules; celles des figures 9, 13, 14, en ont, il est vrai, de dix à quinze, mais peu cloisonnées suivant la longueur; enfin, si la colonnette de la figure 16 (*loc. cit.*), représentant une plantule trouvée dans la

(1) M. Church compare la plante de sa figure 16 (*loc. cit.*) aux plantules dorsiventrales de M. de Janczewski. En réalité, cette plantule est une colonnette très courte avec une lame d'*Aglaozonia* dans son prolongement. Au contraire, les plantules de M. de Janczewski sont des colonnettes longues, dorsiventrales, n'ayant pas encore développé de lame d'*Aglaozonia*. La comparaison ne me semble donc pas exacte. Les plantules obtenues à Antibes, dit en outre M. Church, ont un intérêt particulier, car l'arrêt de la croissance terminale y est incomplet, puisqu'elles portent un filament terminal à zone intercalaire de croissance. Or, l'arrêt est complet, car ce filament est un accessoire, un vrai poil incolore, terminal, à croissance basilaire, comme il s'en forme plus tardivement en d'autres points de la colonnette du *Cutleria adspersa*.

nature, est beaucoup plus longue et plus large que les précédentes, elle le doit surtout aux plus grandes dimensions des cellules constituantes. Les colonnettes représentées par M. Church sont plus longues et plus larges, tous les cloisonnements primaires et secondaires sont bien plus nombreux et plus irrégulièrement distribués (1). Cette différence ne tient pas à une plus grande rapidité de croissance, car l'auteur reconnaît que ses plantules croissent moins vite que celles de M. Falkenberg. Nous verrons par la suite que les plantules de M. Church se rapprochent plus des plantules normales de la nature que celles de Naples.

M. Church a étudié aussi l'*A. parvula*, dont la germination des zoospores, comme on se le rappelle, fut incomplètement suivie par M. Reinke. Les plantes, draguées le 29 mars à Plymouth, donnèrent en culture d'abondantes zoospores qui vinrent à la surface de l'eau du vase, et y germèrent rapidement. Au bout de peu de jours, les filaments produits, terminés inférieurement par un rhizoïde, ont 3-6 cellules. Ils doublent de longueur chaque semaine par un cloisonnement régulier, plutôt intercalaire qu'apical, tout en restant complètement flottants, car si on les submerge, ils meurent. Les plantules commencèrent à dépérir à la fin de juin, mais quelques-unes produisirent en juillet, avant de mourir, des anthéridies identiques à celles des vrais *Cutleria* (2). L'auteur n'observa jamais la moindre fasciation qui, pourtant, doit être le début de la formation d'un thalle de vrai *Cutleria*. Au contraire, vers la deuxième ou troisième semaine de germination, les cellules basilaires de la plante confervoïde deviennent plus ventrues, prennent des cloisonnements perpendiculaires comme le ferait une jeune colonnette (*loc. cit.*, fig. 5 à 10). Cette région basilaire est donc homologue

(1) Le procédé d'indication des grossissements employé par M. Church rend impossible toute comparaison précise des dimensions.

(2) La formation d'anthéridies et non d'oogones est à signaler, puisque dans la nature, à Plymouth, les *Cutleria* femelles sont bien plus nombreux que les mâles. M. Kuckuck [99] a obtenu, au contraire, uniquement des oogones.

d'une colonnette falkenbergienne, mais elle en diffère en ce que la partie supérieure continue à croître. Bien plus, dans la même culture, certaines de ces plantules ont, en outre, produit à leur base une lame d'*Aglaozonia*; quelques-unes de ces lames atteignent même une taille remarquable (*loc. cit.*, fig. 4).

Les zoospores d'*Aglaozonia* donnent donc en somme un être double : *Aglaozonia* par sa base, *Cutleria* confervoïde par son sommet, que j'appellerai *Forme Church* pour éviter des périphrases. L'auteur semble attacher beaucoup plus d'importance à la formation des filaments fertiles de *Cutleria* qu'à celle de la lame d'*Aglaozonia* (*loc. cit.*, résumé de la page 94). C'est qu'en effet la présence de filaments fertiles prouverait l'alternance de générations, restée seulement probable jusque-là. La fasciation des filaments ne serait qu'un détail, puisque M. Kuckuck a trouvé une forme confervoïde. Mais une interprétation exactement inverse de la forme Church me paraît beaucoup plus vraisemblable.

En effet, le *C. multifida* et l'*A. parvula* étant l'un et l'autre, à Plymouth, des plantes draguées, on ne peut admettre que les germinations de la forme Church soient normalement flottantes, et que plus tard, dans la nature, elles descendent au fond de l'eau, comme le croit l'auteur. Bien souvent, lorsqu'on obtient des déhiscences de Phéosporées dans des vases de culture, un certain nombre de zoospores, au lieu de se fixer, restent à la surface et y germent ; le fait observé par M. Church a donc simplement ceci de particulier que la totalité des zoospores, au lieu d'une partie, est restée à la surface de l'eau, mais ceci doit être considéré comme un accident. Les germinations étaient donc soumises, dans les expériences précédentes, à des conditions différentes des conditions naturelles et, par suite, moins favorables à un développement normal. Or, un *Aglaozonia* est essentiellement rampant. On ne le rencontre jamais, dans la nature, autrement qu'étendu sur le substratum, et M. Church a lui-même reconnu que, dans ses germinations falkenbergiennes d'oo-

sphères parthénogénétiques, le début d'une lame d'*Aglaozonia* est favorisé par un stimulus de contact. Par conséquent, si un embryon flottant développe une lame d'*Aglaozonia*, ce ne sont point les conditions extérieures qui en provoquent la formation ; c'est au contraire l'embryon qui produit cette lame malgré les conditions extérieures défavorables. Si donc les embryons cultivés par M. Church avaient poussé au fond du vase (comme ils auraient sans doute dû le faire), la formation de la lame eût été encore plus rapide et plus générale. La production d'un thalle d'*Aglaozonia* était donc le résultat inévitable de la germination des zoospores de la plante anglaise.

L'origine de la partie confervoïde s'interprète aussi facilement. Supposons de jeunes germinations falkenbergiennes flottantes ; elles s'allongeront plus que si elles étaient submergées ; elles pourront donner un ou plusieurs filaments confervoïdes à leur partie supérieure, tandis que la base seule représentera la colonnette proprement dite. La base des plantules des figures 4, 8, 9, 10 (*loc. cit.*), n'est point une base de germination thurétienne, devant devenir un *Cutleria*, car nous verrons plus loin comment s'opère cette transformation ; c'est une colonnette falkenbergienne plus ou moins modifiée. En résumé, la forme Church, au lieu d'être normale, paraît due à des conditions spéciales de végétation.

Par conséquent, quelque vraisemblable que soit l'idée que les zoospores d'*Aglaozonia* doivent, par leur germination, régénérer une forme Thuret, c'est-à-dire un vrai *Cutleria*, les expériences de Plymouth prouvent, à mon sens, exactement l'inverse, puisque la forme Church n'est qu'une modification de la forme Falkenberg, laquelle est supposée représenter un *Aglaozonia*. Les expériences de M. Church ont le grand mérite de nous prouver que l'*A. parvula* rentre d'une façon certaine dans le cycle du développement du *C. multifida*, mais elles nous laissent ignorer dans quelle mesure il y prend part.

Je ne résume pas ici l'essai dans lequel M. Church cherche

à démontrer que la végétation et l'origine des thalles de *Cutleria* et d'*Aglaozonia* sont fonction de la température, car je ne trouve pas ses discussions thermométriques très concluantes. D'ailleurs, la distribution géographique des Cutlériacées nous avait appris déjà que le *C. multifida* sexué ne dépasse pas certaines latitudes, tandis que l'*A. parvula*, au contraire, vivace, s'étend plus au nord. Nous verrons aussi plus loin que les formes Thuret et Falkenberg peuvent se développer simultanément et dans des conditions identiques. Enfin, après avoir remarqué que le *C. multifida* sexué se développe en hiver à Naples, et disparaît lorsque la température devient trop élevée; qu'au contraire il se développe à Plymouth en été, et disparaît lorsque la température s'abaisse, l'auteur conclut que la parthénogenèse du *Cutleria* de la Manche (Saint-Vaast, Plymouth) pourrait bien être due à l'abaissement de la température qui, diminuant la sexualité des oosphères, amènerait la plante à devenir asexuée, bien qu'elle conserve les caractères morphologiques de la sexualité.

§ 7. — Mémoire de M. Sauvageau [98,2].

Dans une Note destinée à prendre date, j'ai annoncé que j'avais trouvé dans la nature, en abondance et simultanément, les germinations thurétiennes et falkenbergiennes du *C. adspersa*, en épiphytes sur cette plante.

Les germinations obtenues par Thuret, bien loin d'être dues à une erreur d'expérience, comme le croyait M. Falkenberg, sont au contraire le début d'un vrai thalle de *Cutleria*, et j'ai pu suivre toutes les étapes de la transformation.

Le *C. adspersa* développe aussi une germination falkenbergienne composée d'une colonnette et d'une lame rampante comme celle du *C. multifida*, ce que les cultures de M. de Janczewski ne laissaient entrevoir qu'imparfaitement. Mais elle possède certains caractères que ne présentent pas les plantules de Naples et de Plymouth.

Enfin, les deux sortes de germinations ne sont pas dues à des différences de lieu, de saison, ni de température, puisqu'on les rencontre simultanément et côte à côte sur un même substratum.

Je n'insiste pas davantage sur ces conclusions que le présent Mémoire a pour objet de développer ; je les rappelle simplement pour suivre l'ordre chronologique des faits se rapportant à la sexualité et à l'évolution des Cutlériacées.

§ 8. — Second Mémoire de M. Kuckuck [99].

On connaît l'intéressante série de « Beiträge » que M. Kuckuck consacre aux Algues d'Helgoland. Dans le plus récent de ceux-ci, paru au milieu d'août dernier, l'auteur rend compte de ses observations sur le *C. multifida* et l'*A. parvula*, dont certaines remontent à une date antérieure [94].

Il y a près de vingt ans, Wollny a récolté le *C. multifida* à Helgoland, où il le mentionne comme très rare. Depuis, malgré les recherches de M. Reinke et de M. Kuckuck, on ne l'y a point retrouvé. Mais l'*A. parvula*, au contraire, est abondant. La reproduction débute à la fin de mai ou au commencement de juin ; en juillet et au commencement d'août, elle est générale ; en septembre, elle est complètement terminée. Dans une culture entreprise avec des zoospores le 11 juin 1898, la plupart des plantules ne dépassèrent pas un état filamenteux simple, mais certaines prirent la forme Thuret parfaitement caractérisée ; plus tard, elles se ramifient, se cloisonnent au-dessous de la base des rameaux, prennent ainsi une base massive, et elles ressemblent alors à un jeune *Cutleria* normal ; cette formation d'un thalle aux dépens d'une plantule confervoïde, que l'auteur n'avait pas vue lors de sa publication de 1894, confirme ce que j'ai dit [98] de l'origine du thalle aux dépens des germinations thurétiennes. Une autre culture de zoospores, du 27 juillet suivant, ne donna que des filaments simples. Mais dans des réservoirs

où il avait placé des *Aglaozonia* avec leur substratum [94], l'auteur recueillit de vrais *C. multifida* dépassant 1 centimètre de longueur, et dont certains étaient couverts d'oogones bien constitués. Ces *Cutleria* à filaments fasciés ne pouvaient provenir que de la germination des zoospores de l'*Aglaozonia*. Le fait est d'autant plus intéressant que les expériences de M. Church nous le laissaient ignorer ; d'autant plus intéressant surtout que le *C. multifida* paraît n'avoir qu'une existence exceptionnelle à Helgoland, comme nous l'avons dit plus haut.

Mais certaines des plantules de la variété *confervoides* obtenues par M. Kuckuck dans ses réservoirs, ont produit à leur base une lame rampante comme dans les expériences de M. Church (1). La partie confervoïde de ces plantules, souvent simple au lieu d'être ramifiée (*loc. cit.*, fig. 10), peut cependant produire des oogones ; si l'auteur n'avait pas obtenu aussi des plantules relativement longues, filamenteuses et simples (*loc. cit.*, fig. 8), portant des oogones sans développer de lame d'*Aglaozonia*, on pourrait être tenté d'admettre que la partie dressée de ces formes churchiennes (*loc. cit.*, fig. 10) a plus de ressemblance avec une colonnette se cloisonnant peu ou point suivant la longueur, qu'avec un *Cutleria* var. *confervoides*. Mais il faut ajouter aussi que ces plantules, simples et filamenteuses (*loc. cit.*, fig. 8), donnent l'impression de germinations allongées par l'étiolement, déformées par la culture.

M. Kuckuck n'a pas obtenu de vraies germinations falkenbergiennes. Mais, quelle que soit la nature théorique de ses germinations churchiennes, celles-ci aboutissent à la production d'un *Aglaozonia*, et le résultat final est le même. Dans ses réservoirs, il a rencontré côte à côte (*loc. cit.*, Pl. VII,

(1) De petites lames rampantes d'*Aglaozonia* peuvent aussi naître sur les rhizines des plantules ; certaines de celles-ci, d'après M. Kuckuck, en portent une demi-douzaine. M. Falkenberg [79, 2] représente aussi sur sa figure 26 une plantule dont un rhizoïde porte deux renflements qu'il désigne ainsi dans l'explication des figures : « Beginnende Flachsprossbildung an Wurzelhaaren ».

fig. 9) et sur un même substratum les deux sortes de germination (Thuret et Church). Par conséquent, des zoospores d'*Aglaozonia*, de même origine et germant dans les mêmes conditions, peuvent donner un *Cutleria* ou un *Aglaozonia*.

Ceci vient à l'appui de ce que j'ai dit [98] à propos du *C. adspersa* qui peut produire simultanément aussi les formes Thuret et Falkenberg. Nous ignorons actuellement la cause de l'orientation du développement des germinations dans un sens ou dans l'autre. Mais on conçoit, il me semble, que la forme gamétophyte ou la forme sporophyte d'un *Cutleria* puisse se perpétuer dans une localité donnée, indépendamment de l'autre forme. Si les conditions extérieures ne sont pas favorables au développement de l'une ou de l'autre sorte de germination, celle-ci meurt de bonne heure; si exceptionnellement ces mêmes conditions favorables sont réalisées, la plantule continue à croître, et arrive à l'état adulte. C'est ainsi que s'expliquerait la récolte à Helgoland, par Wollny, du *C. multifida*.

CHAPITRE II

LES CUTLÉRIACÉES DU GOLFE DE GASCOGNE.

Dans ma Note préliminaire sur les Algues marines du Golfe de Gascogne [97], j'ai cité seulement deux Cutlériacées; le *C. adspersa*, récolté en hiver à Guéthary, et un *Aglaozonia* non déterminé. J'ai dit depuis [99, 1] que l'on pouvait y rencontrer aussi les deux autres Cutlériacées sexuées d'Europe : le *C. multifida* et le *Z. collaris*. Actuellement, Guéthary et Tanger (Maroc), sont, les seules localités océaniques où la coexistence de ces trois espèces ait été signalée.

§ 1. — Zanardinia collaris.

Thuret, comme son herbier en témoigne, a trouvé le *Zanardinia collaris* dans le fond du Golfe de Gascogne, mais je

ne crois pas qu'il ait mentionné dans quelles conditions. Lespinasse [83] le cite à Guéthary, mais certainement par erreur.

En effet, Lloyd l'a distribué dans ses *Algues de l'Ouest de la France*, n° 379, avec la mention : « Rochers, aux plus basses marées, et jeté à la côte à Guéthary (Basses-Pyrénées) où il a été recueilli le 8 mars 1860 par M. G. Lespinasse », et son herbier, que j'ai consulté à Angers, en renferme un certain nombre d'exemplaires ayant la même origine et la même détermination. Mais la plante récoltée par Lespinasse, et distribuée par Lloyd, au lieu d'être le *Zanardinia collaris*, est le *Peyssonnelia squamaria*.

Entre le *Zanardinia* et le *Peyssonnelia*, la ressemblance est grossière, et les différences sont faciles à saisir. La ressemblance est plus grande entre le *Zanardinia* jeune et le *Cutleria adspersa* non fructifié, et elle a induit les frères Crouan en erreur.

Ils ont distribué ces deux espèces dans leurs *Algues marines du Finistère* publiées à Brest en 1852. Le n° 75, *Zonaria collaris*, est indiqué comme « dragué par 20 mètres de profondeur, rade de Brest, sur diverses coquilles et pierres ; été ; très rare ». Le n° 73, *Cutleria adspersa*, est indiqué comme « dragué par 20 mètres de profondeur, rade de Brest, sur le *Pecten maximus*, le *Pinna ingens* et autres coquilles ; été ; très rare ». La simple comparaison des habitats semble indiquer que les plantes ont été recueillies près l'une de l'autre, peut-être simultanément. Or, je me suis rendu compte que le n° 73 n'est autre que l'état jeune et cilié du n° 75, vieux, coriace et déchiqueté. Le *C. adspersa* n'ayant pas, à ma connaissance, été récolté depuis en Bretagne, je crois pouvoir le supprimer de la liste des Algues bretonnes.

Les frères Crouan indiquaient en même temps que la plante figurée par Harvey [46] comme *Zonaria collaris* était un synonyme de leur n° 73. Quinze ans plus tard, dans leur Florule [67, p. 168], ils répètent la même synonymie, que M. Falkenberg [79,1] et Hauck [85] ont admise sur leur au-

torité. Mais nous venons de voir que les frères Crouan prenaient les jeunes *Zanardinia* pour des *C. adspersa*. Il serait difficile, sinon impossible, par la seule inspection des dessins de Harvey, de dire si la plante recueillie par Miss Turner sur une plage de Jersey appartient à l'une ou à l'autre espèce. Toutefois, il s'agit très probablement du *Zanardinia*. En effet, la description de Harvey est une simple traduction de celle de M. J. Agardh, auteur de l'espèce, preuve sans doute qu'elle s'appliquait bien à ses exemplaires ; d'ailleurs, les échantillons figurés furent recueillis en mai, époque à laquelle le *C. adspersa* eût été fructifié. De plus, MM. Holmes et Batters [90] citent le *Zanardinia* comme ayant été vu par eux au sud de l'Angleterre.

On peut donc conclure que ces deux espèces méditerranéennes passent dans l'Océan et y remontent inégalement. Le *Z. collaris* s'élève dans le Golfe de Gascogne, sur les côtes de Bretagne, dans la Manche, tandis que le *C. adspersa* ne paraît pas dépasser l'embouchure de l'Adour.

Le *Z. collaris* ne croît pas, à Guéthary, sur les rochers que la marée laisse à découvert, mais le 1er juillet 1898, j'ai trouvé sur la carapace d'une Araignée de mer (*Maia squinado*), parmi un certain nombre d'Algues, une petite plante jaune brun, de quelques millimètres de dimensions, à bords ciliés, et couverte d'oogones et d'anthéridies ; elle ne pouvait être rapportée qu'au *Zanardinia*.

Le 8 août suivant, la mer fut très agitée par contre-coup de la tempête qui sévit alors en Bretagne, et les pêcheurs ne purent sortir avant le surlendemain. Ce jour-là, un pêcheur qui avait laissé ses casiers à Langoustes à 50-60 mètres de profondeur, me rapporta tout un paquet d'Algues qui s'y étaient enchevêtrées. C'étaient surtout des *Dictyopteris polypodioides*, *Bonnemaisonia asparagoides* mélangés à des *Cystoseira Montagnei* et *Carpomitra Cabreræ* en nombre moindre, et un grand et bel exemplaire de *Zanardinia*, stérile, coriace, cilié sur les bords.

Jusque-là, il n'y eut point d'Algues rejetées, mais, dans la

nuit du 10 au 11, la mer déposa un épais cordon de goémon de Guéthary jusqu'à Bidart. Ces Algues avaient certainement été arrachées à une faible distance de la côte, car elles appartenaient toutes aux espèces que l'on rencontre à basse mer (*Codium tomentosum*, *Cystoseira ericoides* et *fibrosa*, *Saccorhiza*, *Dictyopteris*, *Dictyota*, *Gelidium sesquipedale*, *Calliblephar isciliata, Nitophyllum*, *Bonnemaisonia*,... etc.) mais qui descendent aussi au-dessous de la région qui découvre. A part celles-ci, j'ai trouvé ce jour-là dans le goémon un unique *Phyllaria reniformis* qui, d'ailleurs, croît au large de Guéthary, et de très nombreux exemplaires de *Z. collaris*, en fragments d'un brun noir, coriaces, recroquevillés, lisses et stériles ; aucun ne portait de proliférations superficielles ; certains, plus jeunes, n'avaient pas perdu leur bordure frangée.

Le *Z. collaris* appartient donc incontestablement à la Flore du fond du Golfe de Gascogne, et croît dans la région sublittorale.

Comme nous l'avons dit précédemment, cette espèce, à l'état jeune, est très semblable au *C. adspersa* non fructifié. Toutefois, celui-ci est souvent plus lacinié, un peu moins coriace et moins luisant, mais ces caractères sont difficiles à apprécier, et de valeur incertaine. Les fragments déchiquetés, d'un brun noir, coriaces, lisses sur la face supérieure, à rhizoïdes nombreux d'un jaune rougeâtre sur la face inférieure, appartiennent toujours au *Zanardinia*, car le *C. adspersa* fructifie plus tôt, sur des thalles en voie de croissance, et vit moins longtemps. D'ailleurs, dans une localité déjà explorée et connue, on pourrait sans doute rapporter un individu stérile à l'une ou l'autre espèce, d'après l'époque de la récolte.

Pour déterminer la plante des frères Crouan, j'ai dû examiner la structure des *Zanardinia* et *C. adspersa* d'un peu plus près qu'on ne l'avait fait jusqu'ici, et j'en dirai quelques mots, car je ne suis pas complètement d'accord avec M. Reinke [78, 2]. L'étude a été faite sur les exemplaires recueillis à Guéthary en août 1898, et sur des exemplaires

stériles et en parfait état de végétation que j'ai récoltés à la main, et en place, à Antibes, le 21 mai 1899.

Le thalle des Cutlériacées se constitue d'une façon toute particulière. En examinant la surface d'un thalle en voie d'accroissement, on constate que les rangées radiales de cellules, intimement unies l'une à l'autre, se continuent au bord du thalle, par des fils libres, monosiphoniés, riches en chromatophores, retenus seulement à leur base, et qui donnent à la plante son aspect frangé. Ces fils présentent, immédiatement au-dessus de leur point d'attache, une zone active d'accroissement centripète et centrifuge. L'accroissement vers la périphérie répare l'usure du sommet des fils ; celui vers le centre paraît insensible à première vue, parce que les fils se soudent aussitôt l'un à l'autre et continuent les rangées radiales des cellules du thalle. L'accroissement en largeur de la plante se fait par des ramifications des fils. Ceux-ci sont donc d'autant plus nombreux que le *Zanardinia* est plus large.

Les deux faces sont bien distinctes sur des exemplaires fructifiés ou seulement âgés : la face supérieure porte les organes reproducteurs ; l'inférieure, d'abondants rhizoïdes. Sur les plantes jeunes, la face supérieure émet des poils assez nombreux, dispersés, isolés ou en touffes de 2-4, longtemps persistants ; ils sont moins fréquents sur la face inférieure où ils apparaissent bien avant les rhizoïdes, mais tombent d'assez bonne heure. J'ai examiné si la différenciation dorsiventrale était sensible dans les parties jeunes, afin d'y chercher un caractère distinctif avec le *C. adspersa*.

La face supérieure du thalle, unie à une très petite distance de la marge, est au contraire ridée au bord même, car les différents fils, avant de se souder et au moment où ils se soudent, ne sont pas sur un même plan. On voit, sur la figure 1, *A*, que certains fils font saillie au-dessus des autres. Mais un peu plus bas que la ligne de soudure, les cellules en retrait arrivent à se mettre au niveau des autres. Au fur et

à mesure que l'on s'éloigne de la marge, les lignes radiales de soudure deviennent moins nettes, ce qui tient en grande partie aux cloisonnements longitudinaux et transversaux qui ont lieu dans chaque cellule. Dans une partie adulte (fig. 1, *B*), on suit encore fort bien la disposition radiale, mais sans distinguer ce qui primitivement appartenait à un fil ou à l'autre. Les cellules de la figure 1, *B*, ne présentent

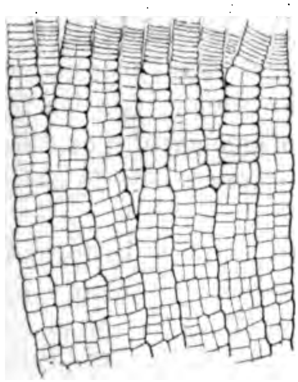
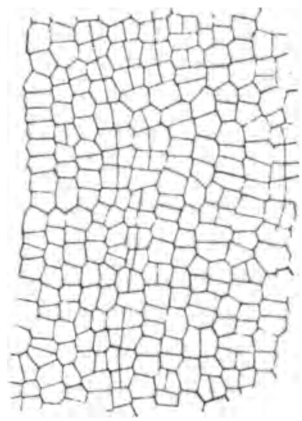
A

B


Fig. 1. — *Zanardinia collaris* (Antibes, mai 1899). — A, bord du thalle vu sur la face supérieure ; B, le même vu à 1 centimètre plus loin. (Gr. 200.)

d'ailleurs rien de particulier ; je les ai représentées seulement pour comparaison avec celles de la face inférieure.

Sur la face inférieure, la marge est identique à la précédente, mais à une petite distance du bord, le long de certaines lignes de soudure, on aperçoit de petites cellules en forme de boutonnière, qui sont souvent légèrement en retrait sur leurs voisines (fig. 2, *A*). Ces cellules participent à l'accroissement général du thalle, comme on le voit sur la figure 2, *B*, prise un peu au-dessous de *A*. Enfin, sur la figure 2, *C*, prise à plus d'un centimètre de la marge, ces cellules, après cloisonnement, forment de véritables petites plages, qui ne paraissent pas jouer un rôle particulier dans la formation des rhizoïdes. Elles donnent à la face inférieure du *Zanardinia* un aspect caractéristique qu'on n'observe pas dans le

C. adspersa. Mais, pour les voir nettement, il est bon de détruire partiellement le protoplasma, puis de colorer la membrane ; ces plages moins colorées ressortent vivement. D'ailleurs, à un faible grossissement, leur présence, par le dérangement qu'elles occasionnent dans la disposition radiale des cellules épidermiques, est bien plus frappante à l'œil qu'avec le grossissement employé pour la figure 2, *C*, sur laquelle j'ai dû indiquer le contour de ces plages par un trait plus fort, ce qui ne répond pas à la réalité.

Les dimensions des cellules sur les dessins *A*, *B*, *C*, faits au même grossissement, montrent que l'accroissement en surface du thalle se fait non seulement par les fils de la frange, mais aussi, après les cloisonnements postérieurs à la soudure, par l'augmentation des dimensions de chacune des cellules formées.

Deux épaisseurs de fils concourent à la formation du thalle (fig. 3). On en voit parfois une troisième, médiane, mais seulement tout à fait au bord, qui s'enfonce en coin entre les deux autres ; elle est due à une ramification d'un fil qui ne s'est pas inséré immédiatement à sa place, ou à ce que, le fil inférieur et le fil supérieur n'étant pas exactement superposés, un fil voisin a été coupé obliquement. Dès le début, on distingue la face inférieure de la face supérieure. Le fil inférieur ou ventral donne seulement deux assises : une assise épidermique et une assise sous-épidermique, mais plusieurs fois j'ai vu trois assises. Le fil supérieur ou dorsal se divise comme le précédent en deux couches : la supérieure donne l'épiderme qui plus loin se cloisonne perpendiculairement à cette première direction pour maintenir la faible hauteur de ses cellules ; l'inférieure, par d'autres cloisonnements parallèles au premier, augmentera le nombre des couches et constituera la majeure partie du parenchyme médian ; ses cellules s'allongent comme les cellules épidermiques, mais sans se cloisonner comme elles, ou en prenant quelques cloisons çà et là. La ligne de soudure entre les deux fils reste quelque

temps distincte, à cause de sa plus grande épaisseur, mais, plus loin du bord, cette différence disparaît. Souvent, les

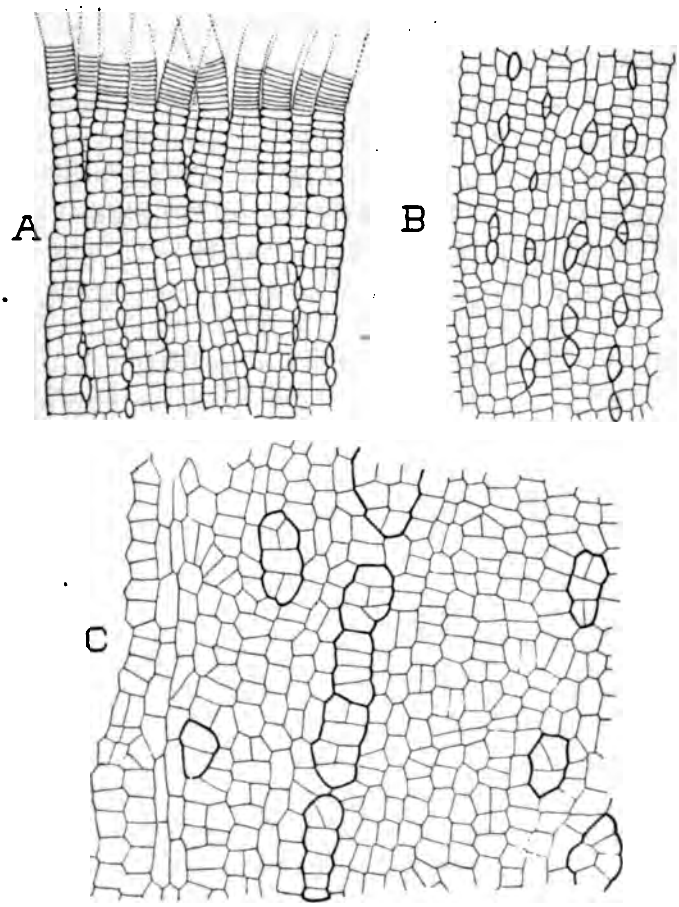


Fig. 2. — *Zanardinia collaris* (Antibes, mai 1899). — A, bord du thalle vu sur la face inférieure ; B, le même pris un peu au-dessous de A ; C, le même thalle à 1 centimètre du bord. Les cellules, en boutonnière, sont simples en A, divisées en B, forment de petites plages en C. Pour simplifier, on n'a figuré ni les poils ni les rhizoïdes. (Gr. 200.)

fils qui constituent le thalle par leur soudure ne sont pas orientés exactement suivant le rayon, et l'on doit faire un assez grand nombre de coupes avant d'en trouver qui montrent nettement la formation du thalle. D'après

M. Reinke [78, 2, p. 72], le thalle se formerait par trois couches de fils, parfois quatre, dont le mode de division cellulaire se laisse suivre aussi facilement que celui de la surface. La figure 11 (*loc. cit.*, Pl. 2 (IX)), qu'il en donne, ressemble singulièrement à la figure 10 (*loc. cit.*) qui représente le bord du thalle vu de dessus ; elle laisse l'impression d'une coupe longitudinale radiale comprenant exactement trois largeurs de fils, et qui présenterait son épaisseur à l'observateur au lieu de se présenter de face. Il doit y avoir là une erreur de l'auteur, d'après lequel le *C. adspersa* se formerait de la même façon et aussi par trois épaisseurs de cellules.

D'ailleurs, les coupes transversales confirment les coupes longitudinales. La section de la figure 4, *A*, a été menée tout à fait au bord; à droite, les fils sont soudés et se cloisonnent ; à gauche, ils sont encore libres. Les fils sont sur deux couches, opposées ou plus souvent alternes. A ce moment, les parois voisines sont nécessairement susceptibles d'une adhérence qui se fait par une modification pectique de la paroi, un gonflement, qui remplit ensuite les vides comme une sorte de ciment amorphe. Les fils conservent, en se réunissant, leur section arrondie et leur diamètre inégal, et les intervalles à combler sont inégaux. Parfois, ils laissent entre eux un espace plus large que de coutume; le remplissage par le gonflement des parois est alors incomplet et l'un des fils contigus pousse une petite branche dans l'espace vide. Comme on le voit sur la figure 4, *A*, le premier cloisonnement des cellules soudées, souvent parallèle à la surface, ou plus ou moins oblique, lui est parfois perpendiculaire. Quoi qu'il en soit, les cloisonnements parallèles à la surface deviennent bientôt généraux, mais, comme le montre la figure 4, *B*, ils sont dès le début plus fréquents dans les cellules de la face supérieure que dans celles de la face inférieure. La différenciation dorsiventrale est donc originelle. On remarque sur le même dessin que presque tous les fils se sont partagés perpendiculairement à la surface,

comme l'indiquaient déjà les figures 1, *A*, et 2, *A*. Les cellules incluses entre les deux couches se divisent aussi, mais dans une direction quelconque. Puis, la surface du thalle se régularise (fig. 4, *C*) par accroissement des cellules formées ; on remarque sur la figure 4, *C*, que le ciment pectique intercalaire diminue d'épaisseur, mais cependant on distingue encore très bien ce qui appartient à l'une et à l'autre couche. A ce même stade, on observe déjà très nettement l'accumulation des chromatophores dans les rangées superficielles de cellules ; les autres cellules en sont beaucoup plus pauvres ;

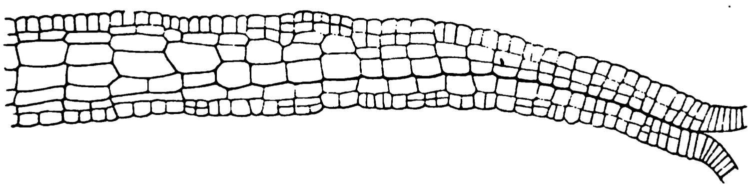


Fig. 3. — *Zanardinia collaris* (Antibes, mai 1899). — Coupe longitudinale radiale menée au bord d'un thalle jeune. (Gr. 200.)

cette différence se maintiendra ultérieurement. La distinction des deux couches est un peu moins nette en *D* (fig. 4) ; elle devient impossible sur la coupe *E*, prise un peu plus loin de la marge, où les cellules médianes ne se reconnaissent plus. Ceci tient aux cloisonnements qui se sont continués, et surtout à ce que le ciment pectique n'existe plus que dans les angles d'union des cellules. Ce ciment, qui primitivement servait à souder les fils entre eux, est ensuite utilisé comme matière de réserve ; la plante le dépense pendant le cloisonnement, et toutes les parois sont également minces ; à droite de la figure 4, *E*, on voit deux méats intercellulaires.

La coupe *F* a été menée à quelques millimètres de la marge, là où apparaissent les poils. Les cellules du parenchyme moyen, un peu épaissies aux angles, ont légèrement augmenté de nombre, et considérablement accru leurs dimensions ; l'épiderme inférieur et supérieur est simple, sauf en certains points où il est double. Un poil est un prolonge-

ment d'une cellule épidermique généralement un peu plus large qu'elle.

La coupe *G* a été prise à la base d'un individu adulte. Les parois des cellules du parenchyme sont notablement plus épaisses. L'épiderme supérieur a multiplié ses assises et s'est recouvert d'une épaisse cuticule ; la cellule qui a produit un poil ne s'est pas cloisonnée, mais, entraînée par ses voisines, elle s'est allongée, en même temps que sa paroi s'est décollée; la portion externe du poil paraît encore plus large par rapport à la base immergée. L'épiderme inférieur a produit de nombreux rhizoïdes formant un feutrage dense, mais toutes les cellules ne sont pas pilifères ; les rhizoïdes sont longs, simples et articulés ; ils renferment une matière tannique qui leur donne leur teinte brun roux. La plupart des cellules du parenchyme renferment aussi du tannin, mais celui-ci est surtout abondant dans l'épiderme inférieur. Sa présence débute d'ailleurs dans les fils marginaux.

On comparera plus loin cette structure avec celle du *C. adspersa*.

§ 2. — Cutleria multifida.

Des trois Cutlériacées sexuées, le *C. multifida* est celle qui présente la distribution géographique la plus étendue. On l'a signalé dans toute la Méditerranée, au Maroc (Schousboe), en Portugal (De Toni, *Sylloge*), à Brest, sur les deux rives de la Manche, à Helgoland (Wollny), en Norvège (Gran). Le Golfe de Gascogne formait une solution de continuité dans sa répartition.

Le 14 août 1898, j'ai trouvé sur une Araignée de mer capturée à Guéthary dans un casier à Langoustes, parmi des *Dictyota dichotoma* var. *implexa* et des fragments de *Cystoseira fibrosa*, un fragment de *C. multifida* de 3 centimètres de long et de 1 centimètre de large, couvert d'oogones ; il était vieux et en mauvais état, comme la saison le permettait.

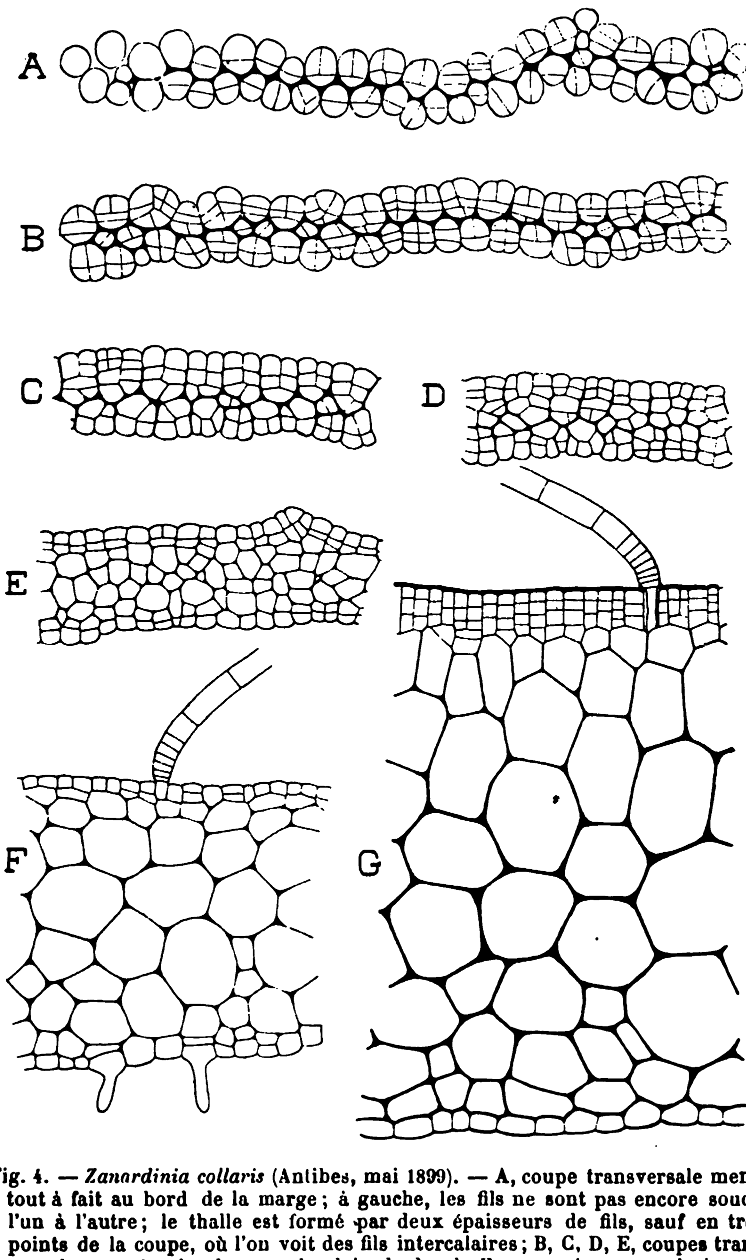


Fig. 4. — *Zanardinia collaris* (Antibes, mai 1899). — A, coupe transversale menée tout à fait au bord de la marge ; à gauche, les fils ne sont pas encore soudés l'un à l'autre ; le thalle est formé par deux épaisseurs de fils, sauf en trois points de la coupe, où l'on voit des fils intercalaires ; B, C, D, E, coupes transversales menées de plus en plus loin du bord ; F, coupe transversale à quelques millimètres du bord ; G, coupe transversale à la base d'un individu adulte. (Gr. 200.)

Cette espèce, de même que le *Zanardinia*, appartient donc à la zone sublittorale du Golfe de Gascogne.

§ 3. — Cutleria adspersa.

J'ai indiqué récemment [97] le *C. adspersa* comme abondant en hiver à Guéthary où je l'ai récolté en février et mars 1894 ; il existe aussi à Biarritz, mais en bien moindre quantité. J'ai dit précédemment qu'il ne semblait pas remonter plus au nord.

Il apparaît probablement en décembre ou en janvier, car le 9 mars 1898 il était déjà abondant et pourvu d'organes reproducteurs. Il atteint son maximum en mai, et disparaît en juin. Les exemplaires jeunes et adultes sont très propres ; les exemplaires âgés sont couverts de végétations épiphytes (*Ectocarpus*, *Ceramium*, *Myriotrichia*,... etc.) qui le rendent méconnaissable. Le 5 juin, je n'en ai plus trouvé qu'un petit nombre, les uns jeunes, en voie de croissance, les autres très âgés, que le moindre effort détachait de la roche ; puis la plante disparaît complètement, probablement sous l'influence de l'élévation de la température.

D'après M. Falkenberg, le *C. adspersa* croît à Naples à 20-40 mètres de profondeur ; M. Rodriguez ne l'a vu qu'une seule fois à Minorque, mais près de la surface de l'eau ; à Antibes, il n'est pas rare, et également près de la surface. A Guéthary, il est accessible aux moyennes marées, où on le trouve dans des flaques ou des ruisseaux renfermant juste assez d'eau pour le recouvrir, quand il n'émerge pas partiellement. Il croît en compagnie des *Padina*, *Scytosiphon*,... etc. Avec un peu d'habitude, on distingue au premier coup d'œil le sexe de la plante, à la couleur des sores. Tandis que M. de Janczewski trouve à Antibes les individus de chaque sexe en nombre égal, les individus mâles sont deux à quatre fois plus abondants à Guéthary que les femelles.

L'accroissement marginal se fait comme dans le *Zanardinia*, mais il est plus irrégulier, la marge est plus ridée ;

les fils se soudent à une distance plus grande et moins régulière de leur zone de cloisonnement, souvent après avoir subi leurs premiers cloisonnements longitudinaux. En suivant ces fils avec soin, on constate une bizarrerie que je n'ai pas vue chez le *Zanardinia*, mais qui pourrait s'y rencontrer. D'une manière très générale, les cellules des fils situées au-dessus de la zone d'accroissement s'allongent sans subir aucun cloisonnement longitudinal. Cependant, çà et là, on

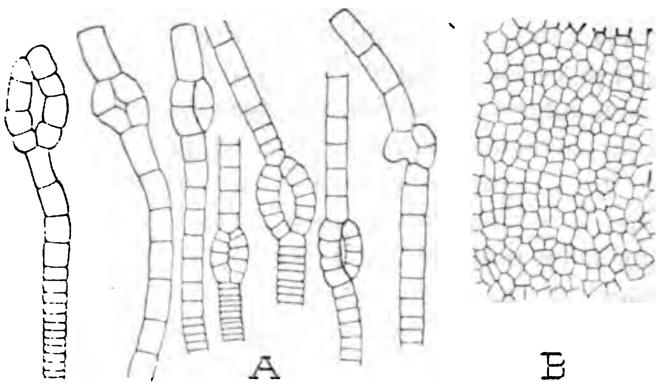


Fig. 5. — *Cutleria adspersa* (Guéthary, mars 1894). — A, fils isolés, choisis dans la frange d'un individu adulte; ils montrent un cloisonnement longitudinal aboutissant à la formation d'un méat, puis à la bifurcation du sommet du fil; B, surface, prise à 1 centimètre de la frange. (Gr. 200.)

trouve un cloisonnement en croix, ou même donnant deux rangées de cellules au lieu d'une (fig. 5, *A*). C'est à ces cloisonnements que j'ai fait allusion [99, 2] lorsque j'ai comparé ces fils du *Cutleria* aux filaments du *Tilopteris*. Mais ils ne restent pas longtemps en cet état ; au fur et à mesure que l'allongement des cellules sous-jacentes les éloigne du méristème basilaire, un décollement se produit le long de la cloison longitudinale, qui devient un méat quadrangulaire ou une fente en forme de boutonnière, suivant le nombre des cellules (fig. 5, *A*). On dirait une coupe optique dans les cellules mères d'une anthéridie de *Tilopteris*. En se rapprochant de plus en plus du sommet du fil, la boutonnière élargit aussi ses cellules; puis elle devient terminale à son

tour, s'ouvre alors en V, et le sommet du fil est bifurqué.

La figure 5, *B*, est une portion de la surface vue à 1 centimètre de la marge; elle n'a d'autre intérêt que de montrer la moindre largeur des cellules par rapport au *Zanardinia*. A l'inverse du *Zanardinia*, les deux faces inférieure et supérieure sont semblables.

La figure 6, *A*, représente une coupe transversale menée au bord d'un thalle régulièrement formé par deux rangées de fils. Dans la figure 6, *B*, prise au-dessous, la cloison parallèle à la surface s'est bombée en verre de montre ; la cellule interne est peu colorée ; la cellule superficielle, riche en chromatophores, se divise, par deux cloisonnements successifs perpendiculaires à la surface, en quatre cellules qui, vues de dessus, paraissent quatre rangées de cellules. Par opposition à ce que nous avons vu dans le *Zanardinia*, les cloisonnements ont la même importance dans les deux couches constitutives.

La disposition des fils est beaucoup moins régulière sur la figure 6, *C*. Sur les figures *D*, *E*, prises à la suite de *C*, les cloisonnements inférieur et supérieur sont encore les mêmes. En *F*, un peu plus éloigné de *E*, les réserves pectiques ont presque disparu, et l'on ne distingue plus les fils constituants. Sur la coupe *G*, menée à la base d'un thalle, les deux épidermes sont assez semblables l'un à l'autre, et l'épiderme supérieur ne peut être confondu avec celui du *Zanardinia*. Les cellules du parenchyme sont plus arrondies vers la face inférieure, plus allongées vers la face supérieure ; cette différence de forme et de dimensions relatives est d'ailleurs d'importance variable suivant les exemplaires, comme aussi chez le *Zanardinia*. Le tannin, répandu un peu partout, est moins abondant que dans cette dernière plante.

Les caractères de l'épiderme inférieur vu de face, de l'épiderme supérieur vu en coupe, sont suffisants pour distinguer le *Zanardinia* du *C. adspersa*.

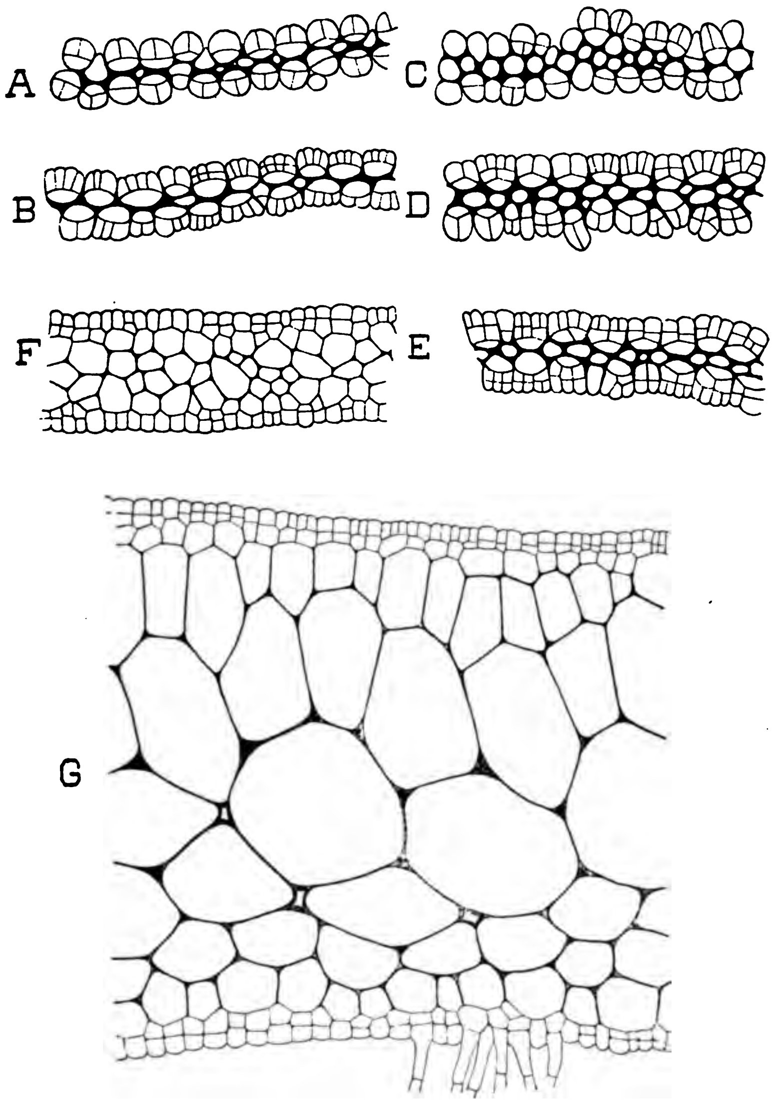


Fig. 6. — *Cutleria adspersa* (Guéthary; A, B, en mars 1894; C à G, en mai 1898). — A, coupe transversale menée tout à fait au bord du thalle ; B, coupe menée un peu au-dessous de A ; C à F, coupes prises sur un autre individu, et menées de plus en plus loin de la marge ; G, coupe menée à la base du même individu. (Gr. 200.)

§ 4. — Aglaozonia melanoidea.

L' *A. melanoidea* est abondant à Guéthary au niveau du *C. adspersa*. Il forme sur les pierres et les *Lithothamnion* des revêtements noirs ou brun noir irréguliers, à contours arrondis limités par un liséré jaune plus ou moins foncé. Il est si fermement adhérent au substratum sur lequel il se moule qu'on le détache seulement par fragments. Sa taille est variable; les plus développés sont grands comme la main. Sur les pierres planes, il est arrondi à bords festonnés; les festons qui semblent simples à première vue se décomposent généralement eux-mêmes en festons plus petits chevauchant l'un sur l'autre. L'aspect est tout à fait celui d'un *Ralfsia* de grande taille, et si je ne l'ai pas cité dans ma Note sur les Algues du Golfe de Gascogne [97], c'est que je l'avais pris, sans autre examen, pour un *Ralfsia* (1).

Des touffes de longs poils, bien visibles, croissent sur la face supérieure. Nous verrons plus loin qu'ils sont endogènes, mais endogènes à la manière des poils de *Dictyota* qui naissent ensemble sous la cuticule, comme Thuret [55; 78] l'a décrit et représenté, et non individuellement endogènes par le procédé que j'ai décrit [98, 1] chez les *Myrionema*. J'ai suivi cette plante de mars jusqu'à octobre; elle semble vivace comme les autres *Aglaozonia*, mais je n'ai point rencontré de sporanges; ceux-ci se forment sans doute en hiver.

Le mode d'accroissement est celui des *Aglaozonia*. Le cloisonnement est très actif dans la région marginale, et le thalle y prend de suite une épaisseur importante, comparée aux deux autres espèces du genre. La cellule séparée tangentiellement de la cellule initiale se segmente en trois cellules superposées; la cellule supérieure se divise de suite

(1) Dans ce Mémoire (p. 12), j'ai cité un *Aglaozonia* non déterminé, sur les rochers du Casino de Biarritz. J'en avais récolté en 1894 un fragment que j'ai égaré depuis, mais, d'après mes souvenirs, il appartenait à cette même espèce. Je l'ai cherché en 1898, au même endroit, sans le rencontrer.

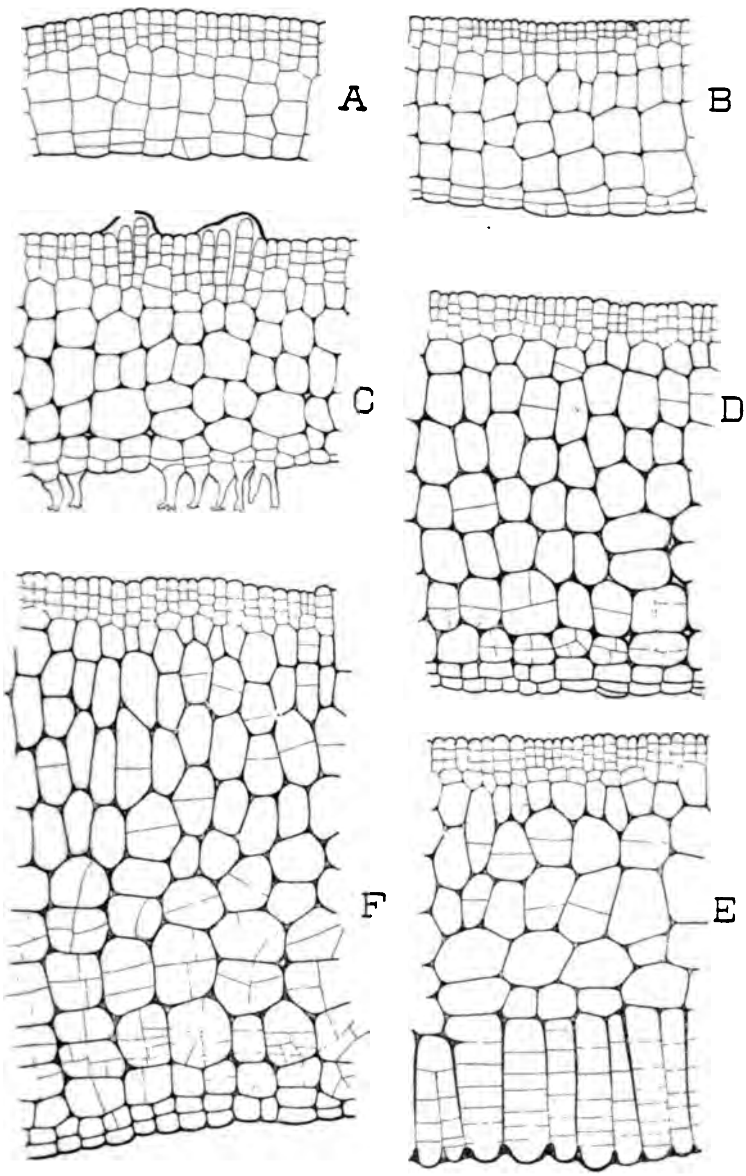


Fig. 7. — *Aglaozonia melanoidea* (Guéthary, juin 1898). — A, coupe transversale menée très près du bord du thalle; B, coupe menée un peu au-dessous de A; C, coupe transversale menée à moins de 1 millimètre du bord; on voit les poils endogènes; D, coupe menée à 7-8 millimètres du bord; E, portion de la coupe D considérée en un point où le feston, au lieu de ramper sur un *Lithothamnion*, recouvrait un autre feston; F, coupe dans une partie plus âgée. En D, E, F, on reconnaît facilement les cloisons secondaires. (Gr. 200.)

parallèlement à la surface et parallèlement au bord pour donner deux ou trois étages de petites cellules ; la cellule moyenne donne de grandes cellules superposées, et la cellule inférieure se divisera seulement un peu plus tardivement. La figure 7, *A*, représente une coupe tangentielle passant très près du bord, et déjà les couches de cellules sont plus nombreuses que dans la région adulte d'une autre espèce d'*Aglaozonia*. Très peu après ce stade (fig. 7, *B*), les parois minces et non rigides des cellules s'épaississent très légèrement aux angles. Cet épaississement ira en s'accroissant et un méat se forme parfois au point d'union de parois en croix. La couche inférieure de cellules s'est dédoublée, et l'assise en contact avec le substratum s'est cloisonnée radialement ; souvent son cloisonnement en reste là ; parfois il se continue ; les cellules superficielles ne se modifient pas, ou émettent un rhizoïde dont la forme et la longueur varient et, dans certains cas, les rhizoïdes produisent plus tard un mince feutrage.

A 1 millimètre du bord, environ, on voit déjà les rudiments des poils (fig. 7, *C*). Ils naissent en petites touffes et paraissent débuter par un décollement latéral des rangées de cellules étroites superficielles, et aussi par un décollement de la cuticule qu'ils déchirent ensuite en s'allongeant. Ils sont longs, incolores, à accroissement basilaire, et persistent longtemps ; ils donnent parfois asile, entre leurs bases, à de minuscules parasites. Sur un thalle examiné de dessus, ils paraissent insérés dans une concavité. Ce mode de formation des poils, qui rappelle celui des *Dictyota*, n'avait pas encore été signalé chez les *Aglaozonia*. Je n'ai pas eu à ma disposition de matériaux assez favorables pour vérifier avec certitude leur premier état chez l'*A. parvula* et l'*A. chilosa*, mais l'aspect est tellement semblable, sur les coupes et sur les thalles vus de dessus, que je considère ce mode d'origine des poils comme constant chez les *Aglaozonia*. Il a une certaine importance au point de vue des affinités de ces plantes.

Puis, l'épaisseur des parois cellulaires s'accroît légèrement,

et les cellules s'arrondissent (fig. 7, *D*). A plusieurs millimètres du bord, un cloisonnement secondaire apparaît dans le parenchyme ; les parois nouvelles restent plus minces que les anciennes ; elles sont orientées dans des directions variées et sont en nombre également variable. La figure 7, *F*, représente une coupe transversale dans une partie âgée ; le thalle a acquis son épaisseur maximum et de nombreux cloisonnements secondaires divisent les cellules, surtout celles du parenchyme inférieur.

La couleur noire ou brun noir du thalle de l'*A. melanoidea* est due à la présence générale et abondante du tannin, sauf dans les petites cellules de la face supérieure et dans un certain nombre de cellules inférieures. La moindre abondance de cette substance, dans les cellules très jeunes, produit un liséré jaunâtre sur le pourtour des festons de la plante.

Les petits festons marginaux sont parfois exactement juxtaposés latéralement, mais d'autres fois ils empiètent l'un sur l'autre, se recouvrent plus ou moins. Dans ce dernier cas, les deux surfaces en contact deviennent adhérentes, ou plus généralement se modifient en allongeant leurs cellules qui se divisent par de nombreuses cloisons parallèles à la surface. La figure 7, *E*, qui appartient à la même coupe transversale que *D*, en est un bon exemple. Ici, c'est la face inférieure qui s'est modifiée. Il est remarquable que le chevauchement l'un sur l'autre de deux festons d'un même individu d'*A. melanoidea* produise ce résultat, car les festons qui rampent sur tout autre substratum organisé présentent simplement un plus ou moins grand développement des rhizoïdes.

Deux festons exactement au contact l'un de l'autre sans se recouvrir, se poussent mutuellement, puis se soudent. Plus tard, un léger sillon indique la ligne de soudure, car les cellules de la face supérieure de la plante s'allongent beaucoup et comblent partiellement ce sillon (fig. 8) ; les bords inférieurs se recourbent vers le bas ; des corps

étrangers sont parfois pris entre les bords des deux festons en contact.

Le cloisonnement secondaire, qui se produit d'assez bonne heure dans les cellules de l'*Aglaozonia*, paraît encore plus abondant sur les coupes longitudinales, car un grand nombre de ces cloisons passent précisément par le plan transversal. Les cellules de la région moyenne, allongées suivant le rayon, sont ainsi fréquemment partagées en 3-4 compartiments perpendiculaires à leur longueur.

J'ai recherché l'*A. melanoidea* parmi les Algues saxicoles non encore étudiées que j'ai récoltées sur la côte nord de l'Espagne [97], et je l'ai trouvé sur des *Lithothamnion* de San Vicente de la Barquera (septembre 1895 et 1896), Gijon (septembre 1895), Rivadeo (Villasellan, octobre 1895). Il vit sans doute sur toute cette côte. Sa présence nous indique que le *C. adspersa* doit y exister aussi, mais je ne l'ai pas rencontré, à cause de l'époque de l'année à laquelle j'ai fait mes excursions.

A ma connaissance, l'*Aglaozonia* précédent n'a pas encore été décrit par les auteurs. La grande ressemblance qui existe entre un *Zonaria* et un *Aglaozonia* stériles pourrait justifier l'objection que la plante du Golfe de Gascogne est peut-être un *Zonaria*. Mais M. Bornet a bien voulu m'autoriser à rechercher dans l'Herbier Thuret si je ne trouverais pas de plantes se rapportant à la mienne. Or, le *Zonaria melanoidea* Schousboe récolté par Schousboe à Tanger en mars 1827 [Voy. Bornet, 92] lui correspond parfaitement. Il présente de même plusieurs assises de petites cellules à la face supérieure et semblablement disposées, les mêmes cloisonnements secondaires abondants dans des cellules de mêmes dimensions, les mêmes soudures latérales entre festons contigus. Toutefois, les rhizoïdes, plus abondants, constituent en certains points un feutrage aussi épais que la plante elle-même ; de plus, les parois des 2-3 assises de cellules, situées au-dessous des petites cellules de la face supérieure, sont notablement plus épaisses ; ces différences sont assurément

sans importance. Mais la plante récoltée par Schousboe est fertile. Elle porte sur la face supérieure des sores très denses dont les sporanges ont la même disposition et la même forme que dans le *Zanardinia* et l'*A. parvula* [Voy. Zanardini, 65; Reinke, 78, 2; Kuckuck, 99]; les uns étaient pleins, les autres vidés, mais je ne puis dire combien chacun devait contenir de zoospores.

La plante du Golfe de Gascogne est donc bien un *Aglaozo-*

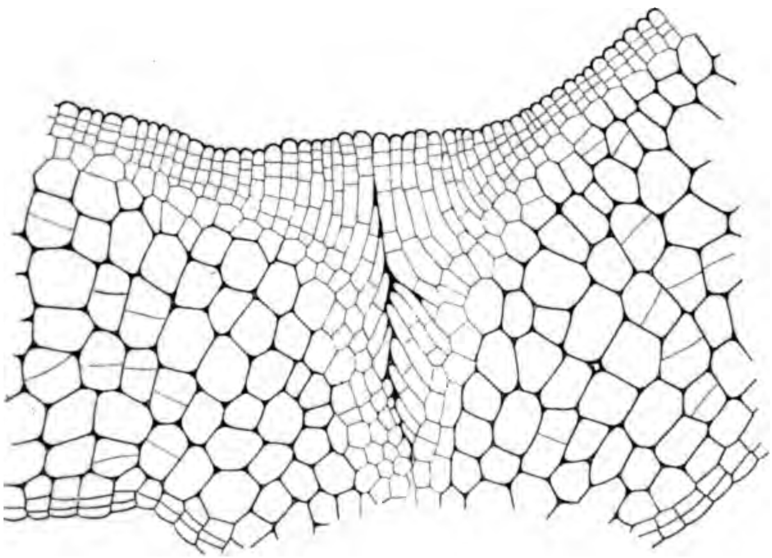


Fig. 8. — *Aglaozonia melanoidea* (Guéthary, juin 1898). — Coupe transversale menée au point de soudure de deux festons. (Gr. 200.)

nia, et je lui conserve le nom spécifique très heureusement choisi par Schousboe.

L'*A. melanoidea* ne peut être confondu avec l'*A. parvula.* Celui-ci, beaucoup moins adhérent au substratum, plus mince, plus irrégulier dans sa forme, est toujours de plus petites dimensions, 1-2 centimètres [Voy. Zanardini, 65, Pl. LXVI]. Sa structure est aussi plus simple. La figure 9, *A*, représente une coupe transversale dans un individu récolté par Thuret à Cherbourg le 28 janvier 1854, et la figure 9, *B*, une coupe dans un autre individu, récolté aussi par Thuret

à Cherbourg (île Pelée), le 16 septembre 1856. La seconde plante est plus épaisse que la première; elle montre quelques cloisonnements secondaires. La plante nommée par Schousboe *Placoma membranacea* [Voy. Bornet, 92] appartient à l'*A. parvula* ; l'individu que j'ai étudié, récolté à Tanger en février 1828, a la structure indiquée sur la figure 9, *B*, mais l'épiderme inférieur n'est pas uniformément dédoublé. Sur des individus récoltés à Helgoland, que je dois à l'obligeance de M. Kuckuck, j'ai constaté que les cloisonnements secondaires n'étaient pas rares dans les assises rapprochées de l'épiderme supérieur, mais qu'ils apparaissent surtout après la déhiscence des sporanges.

Enfin, M. Kjellman a bien voulu me communiquer trois séries d'exemplaires scandinaves stériles de l'*A. parvula*. Une, récoltée en août 1896 (par M. Svedelius, in Bohuslän, Gullmarsfjorden), et une autre récoltée par M. Kjellman en décembre 1874 (in mari Bahusiensi) correspondent à la figure 9, *A*. Sur le premier, j'ai vu, en certains points, près du bord des festons, une multiplication des cellules superficielles (fig. 9, *C*), moins accentuée que dans l'*A. melanoidea*, mais indiquant probablement que l'*A. parvula*, comme cette dernière espèce, modifie ses cellules au contact d'un autre individu. La troisième est le *Padinella parvula* d'Areschoug récolté (en août, in mari Bahusiensi) et déterminé par lui-même ; sa structure correspond à la figure 9, *B*, mais l'épiderme inférieur est simple au lieu d'être dédoublé (1).

(1) En 1843, Areschoug a décrit (assez imparfaitement) des sporanges sur cette plante, et il a changé le nom de *Zonaria parvula*, donné par Greville en celui de *Padinella parvula*. M. Reinke (Voy. précéd., p. 269) croit que son *Zonaria parvula* est identique à la plante de Greville et d'Areschoug. Or, les exemplaires de *Padinella* distribués par Areschoug, *in Algæ Scandinavicæ exsiccatæ*, conservés dans l'Herbier Thuret, sont stériles; ceux que possède M. Kjellman sont dans le même état, et il a bien voulu m'informer qu'il supposait que les exemplaires de l'Herbier d'Areschoug, conservé à Stockholm, sont également stériles. Dans ces conditions, il est difficile de savoir si les organes reproducteurs de la plante d'Areschoug correspondent à ceux de la plante de M. Reinke. Toutefois, M. Reinke [78, 1, Pl. VI] décrit son *Zonaria parvula* comme possédant trois couches de cellules, tandis que j'en

L'*A. chilosa* est encore plus différent, car, d'après M. Falkenberg [79,1], il se présente en bandelettes simples ou fourchues, ayant souvent 6-7 centimètres de longueur et 3/4 de centimètre de largeur. Je n'ai pas vu d'échantillons

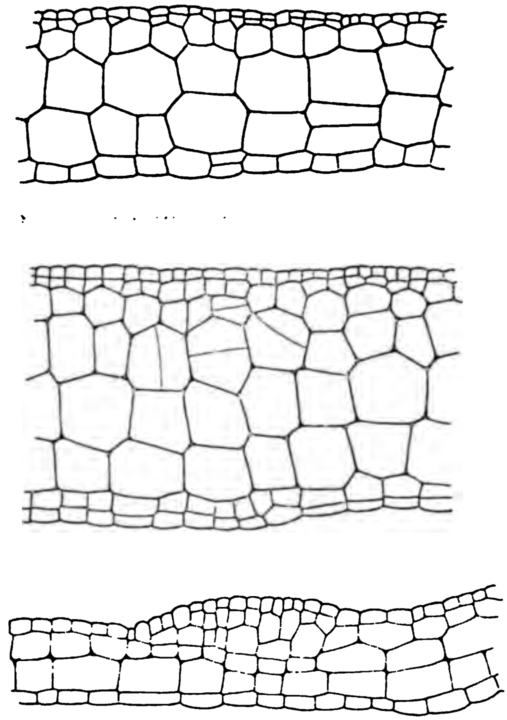


Fig. 9. — *Aglaozonia parvula*. — Coupes transversales dans une partie adulte. A, récolté à Cherbourg par Thuret, le 28 janvier 1854; B, récolté à Cherbourg (île Pelée), par Thuret, le 16 septembre 1856; C, récolté en août 1896, par M. Svedelius (Gullmarsfjorden, Suède); cette coupe est menée dans une partie jeune et n'est pas exactement perpendiculaire aux files radiales des cellules, comme le montre la forme allongée des cellules de droite; dans une partie adulte, la coupe serait identique à A. (Gr. 200.)

de Naples, mais j'ai eu entre les mains des exemplaires récoltés par Giraudy, à Marseille (Herb. Thuret) et d'autres récoltés à Minorque, dont je suis redevable à l'obligeance de M. Rodriguez [88]. Les uns et les autres s'adaptent parfaite-

ai vu 6-7 dans la plante d'Areschoug communiquée par M. Kjellman. La plante suédoise paraît donc bien être l'*Aglaozonia parvula*.

ment à la description de M. Falkenberg. La structure correspond à celle représentée sur la figure 9, *A*. Je ne crois pas que l'on connaisse les sporanges de cette espèce.

Je n'ai rencontré à Guéthary où, il est vrai, je n'ai pas fait de dragages, ni l'*A. parvula*, ni l'*A. chilosa*.

Comme on sait, M. Falkenberg suppose que ce dernier est le sporophyte du *C. adspersa*. La raison qu'il en donne est la suivante : l'*A. parvula* paraît être le sporophyte du *C. multifida* et les deux plantes vivent à Naples au même niveau, à quelques mètres au-dessous de la surface de l'eau, Or, l'*A. chilosa* et le *C. adspersa* y vivant l'un et l'autre toujours à une plus grande profondeur, à 20-40 mètres, et comme on ne connaît point à Naples d'autre *Aglaozonia* ni d'autre *Cutleria*, et que d'autre part le sporophyte du *Zanardinia* est identique à son gamétophyte, il paraît probable que les mêmes relations existent entre eux qu'entre l'*A. parvula* et le *C. multifida*.

Mais on pourrait objecter que M. Rodriguez, qui explore avec succès les alentours de Minorque, a trouvé [88 et *in litt.*] le *C. adspersa* une seule fois, et près de la surface de l'eau, tandis que, dans ses dragages, il ramène souvent l'*A. chilosa* d'une profondeur de 70 à 110 mètres, toujours appliqué sur d'autres Algues, jamais sur des pierres. Aussi, M. Rodriguez, frappé par ce fait, doute-t-il de l'exactitude de la détermination de son *A. chilosa*. Je crois, au contraire, que cette détermination est bonne, et que la supposition de M. Falkenberg n'est pas justifiée.

Le *C. adspersa* et l'*A. melanoidea* vivant côte à côte à Guéthary, sur une grande étendue, facile à explorer à basse mer, tandis que l'*A. chilosa* y est absent, il semble, en effet, que ces deux plantes sont les formes sexuée et asexuée d'une même espèce. D'ailleurs, nous connaissons maintenant deux gamétophytes et trois sporophytes de *Cutleria*; il y a donc forcément l'un de ces derniers dont nous ignorons l'emploi. Et comme toutes les expériences sur le développement des Cutlériacées sont encore incomplètes, nous en

sommes réduits, pour désigner le sporophyte supplémentaire, à rechercher l'hypothèse la plus vraisemblable.

D'abord, le fait qu'un *Aglaozonia* puisse se maintenir et se propager par lui-même, ne doit pas nous étonner, puisque l'*A. parvula* agit de la sorte à Berwick, [Batters, 89] et en Norvège [Kjellman, 83], et qu'à Helgoland il ne semble produire de *C. multifida* qu'exceptionnellement. L'*Aglaozonia* supplémentaire donnerait une plante sexuée aussi rarement que l'*A. parvula* à Helgoland, qu'elle aurait fort bien pu passer inaperçue jusqu'à présent.

Si l'*A. chilosa* était le sporophyte du *C. adspersa*, il faudrait admettre qu'à Guéthary et au Maroc l'*A. melanoidea* se perpétue uniquement par zoospores, le *C. adspersa* uniquement par oosphères parthénogénétiques ou fécondées. Les deux plantes vivant ensemble à Guéthary, il semble plus logique d'admettre leur dépendance mutuelle. Il est vrai que si l'on admet que l'*A. melanoidea* est le sporophyte du *C. adspersa*, la même supposition doit être faite pour Naples; je ne vois aucune difficulté à considérer le *C. adspersa* de Naples comme se reproduisant indéfiniment par lui-même, mais jusqu'à plus ample informé il paraît plus prudent de supposer que l'*A. melanoidea* a été méconnu dans cette localité.

En outre, j'ai trouvé sur le *C. adspersa*, à Guéthary, de jeunes germinations falkenbergiennes prouvant l'existence d'une forme aglaozonienne de cette espèce, et ces germinations, dont je vais parler dans le chapitre suivant, paraissent, autant qu'on peut en juger, correspondre par leur structure à l'*A. melanoidea*.

En résumé, l'*A. melanoidea* est la forme asexuée du *C. adspersa*, et si l'*A. chilosa* n'est pas une variété de l'*A. parvula*, mais bien une espèce distincte, ce qui paraît certain, c'est qu'il est la forme asexuée d'un *Cutleria* encore inconnu, ou disparu, à moins qu'il n'entre dans le cycle de végétation du *Zanardinia*, ou, peut-être plus probablement, qu'il appartienne à l'un des *Cutleria* des mers chaudes, *C. com-*

pressa, *C. pacifica*. Dans ce dernier cas, il vivrait dans la Méditerranée sans son gamétophyte, comme l'*A. parvula* dans le nord de l'Europe.

CHAPITRE III

LES GERMINATIONS QUI CROISSENT DANS LA NATURE, A GUÉTHARY, SUR LE « CUTLERIA ADSPERSA ».

C'est seulement le 20 avril que j'ai commencé à chercher des germinations de *C. adspersa* sur les thalles mêmes de cette plante ; j'en ai trouvé de nombreuses, et à tous les états du développement, jusqu'à la fin de sa végétation. Depuis, j'ai inutilement exploré à ce point de vue plusieurs exemplaires, conservés dans l'alcool, que j'avais récoltés dans la même localité à la fin de mars 1894.

On rencontre les plantules épiphytes sur l'une ou l'autre face des individus mâles ou femelles, sur les sores, ou sur les espaces stériles. Elles appartiennent aux deux formes Thuret et Falkenberg ; elles sont plus ou moins abondantes ou absentes, parfois mélangées l'une à l'autre, au contact ; d'autres fois irrégulièrement réparties, presqu'à l'exclusion l'une de l'autre. Autrement dit, aucune règle ne préside à leur distribution. On les trouve sur le *Cutleria* sans doute comme sur un substratum quelconque interposé sur le trajet des corps mobiles reproducteurs. D'ailleurs, en détachant ces plantules, on enlève souvent, en même temps, des corps reproducteurs qui viennent de se fixer, ou qui commencent à germer, et qui, par leur taille et le nombre des chromatophores, correspondent complètement aux oosphères de *Cutleria*. Par contre, je n'ai jamais vu ces proliférations dont parlent les auteurs à propos du *Zanardinia* et du *C. multifida*.

Il me semble impossible que ces germinations soient dues à des corps reproducteurs autres que les oosphères de *C. adspersa*, car, bien que j'aie examiné l'*A. melanoidea* à

maintes reprises, je l'ai toujours vu stérile; s'il fructifie, ce ne peut être qu'en hiver. Si d'ailleurs ces germinations étaient produites par des zoospores d'*Aglaozonia*, j'aurais dû les trouver plutôt sur les individus récoltés en mars. Or, on en rencontre en mai, et au commencement de juin, sur des parties du *Cutleria* qui n'étaient sûrement pas développées à l'époque où l'*Aglaozonia* doit mûrir ses zoospores.

§ 1. — Forme Falkenberg.

Les dessins *A* et *B* de la figure 10 représentent deux des plus jeunes germinations que j'ai observées. Ce sont de jeunes colonnettes dont les cellules superposées sont dues à un cloisonnement intercalaire irrégulier; plusieurs cloisons longitudinales se sont formées. La colonnette *B* montre à son sommet le début d'un poil qui, dans le cas actuel, est inséré obliquement, mais qui, normalement, est terminal et dans le prolongement de l'axe, comme on le voit sur la germination *C* un peu plus avancée. Dans les points où les jeunes colonnettes ont pris des cloisons longitudinales, les nouvelles cloisons transversales n'affectent plus toute la largeur de la plantule, mais seulement telles ou telles cellules, comme on le voit bien sur le dessin *D*. L'accroissement et le cloisonnement des cellules, bien qu'irréguliers, maintiennent cependant à la colonnette sa forme approximativement cylindrique à base circulaire.

Toute colonnette jeune porte à son sommet un poil qui reste souvent isolé (fig. 10, *G*); d'autres fois, une ou deux cellules contiguës à la cellule terminale (*E*, *H*) ou un peu plus éloignées (*D*, *J*) forment aussi un poil qui naît peu de temps après le premier. Plus tard, lorsque la colonnette commence à atteindre tout son développement, deux ou trois poils apparaissent souvent vers son milieu (fig. 10, *H*) ou dans sa moitié inférieure (fig. 10, *J*), mais peuvent manquer (fig. 10, *G*; fig. 11, *A*).

Comme on le voit, ces colonnettes sont considérablement

plus cloisonnées que celles obtenues par M. Falkenberg avec le *C. multifida* (qui correspondent aux états *A*, *B*, *C*, fig. 10); elles ressemblent davantage à celles de M. Church, mais elles s'en distinguent essentiellement par la présence de poils, déjà vus par M. de Janczewski dans cette espèce sur des plantules plus grêles. Ces derniers sont de vrais poils, incolores, à accroissement basilaire ; ils m'ont toujours paru exogènes.

Le développement en longueur et en largeur de la colonnette cesse alors ou devient insignifiant ; les poils restent turgescents et continuent à se cloisonner sans qu'il s'en produise de nouveaux. La colonnette est massive, et restera ainsi pendant toute son existence ; elle est formée, sur une coupe transversale (fig. 15, *A*), de quelques cellules centrales entourées d'une assise périphérique. Elle est de taille variable, courte et trapue, ou longue et grêle ; ou approximativement cylindrique, ou renflée en massue à la base ou au sommet. Elle se fixe par des rhizoïdes provenant des cellules inférieures et qui s'épatent en crampons.

Tout l'effort de la plantule se porte dès lors à la base de la colonnette persistante, où certaines cellules deviennent plus ventrues, et par suite rejettent les rhizoïdes sur le côté ; c'est le début de la lame rampante d'*Aglaozonia*. Moins heureux que M. Falkenberg, je ne pourrais pas désigner la cellule origine de cette lame, et il m'a semblé que plusieurs cellules concourent simultanément à sa formation.

On voit ce gonflement des cellules basilaires en *G*, *H*, (fig. 10) ; en *J*, elles sont déjà cloisonnées et ont produit un petit disque rampant qui va désormais continuer à s'accroître à la manière d'un *Aglaozonia*. La première touffe de poils, portée par la lame rampante, est très généralement située à son point d'union avec la colonnette (fig. 11 et 12); puis d'autres touffes apparaissent près du bord (fig. 12). Le cloisonnement périphérique est actif, mais la lame, généralement circulaire au début, ne garde ordinai-

rement pas longtemps cette forme; elle s'étend davantage dans une certaine direction, en même temps qu'elle s'élargit

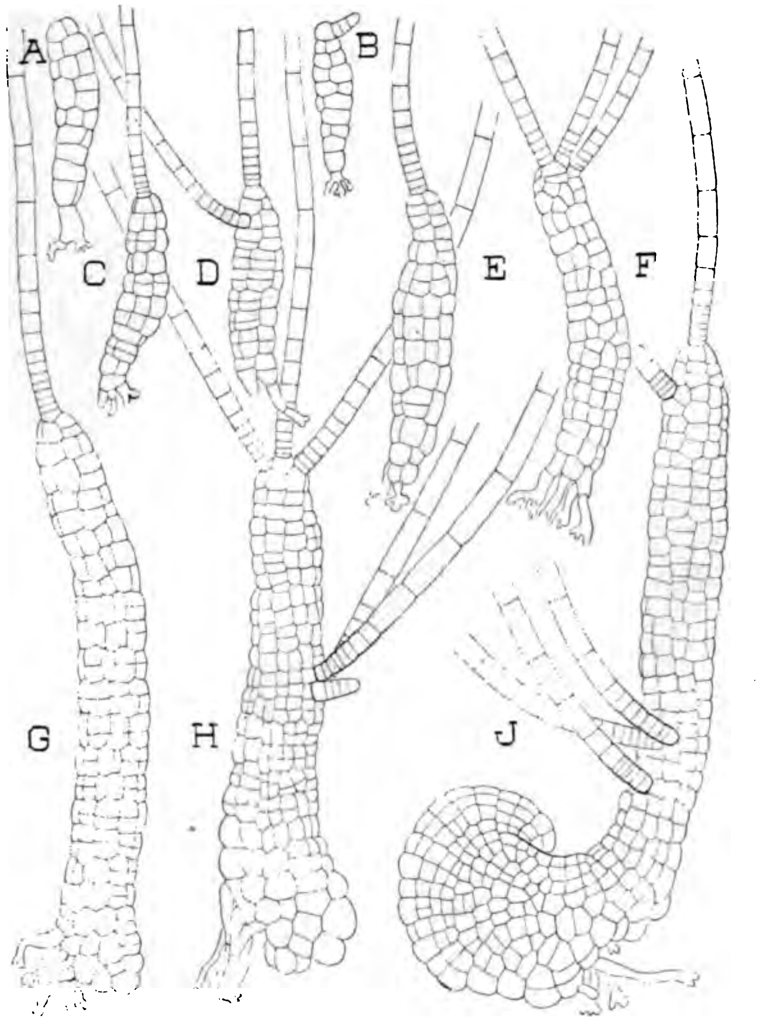


Fig. 10. — Plantules falkenbergiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary. — A à J, états de plus en plus développés; en G, les cellules inférieures commencent à se différencier pour produire la lame rampante; elles le sont plus en H, et elles ont déjà formé un disque en J. (Gr. 200.)

progressivement, de sorte que la colonnette est le plus souvent à l'extrémité étroite de la lame rampante. On voit

les différentes formes de cette lame d'*Aglaozonia* sur les figures 13 et 14, dont les contours sont exactement dessinés,

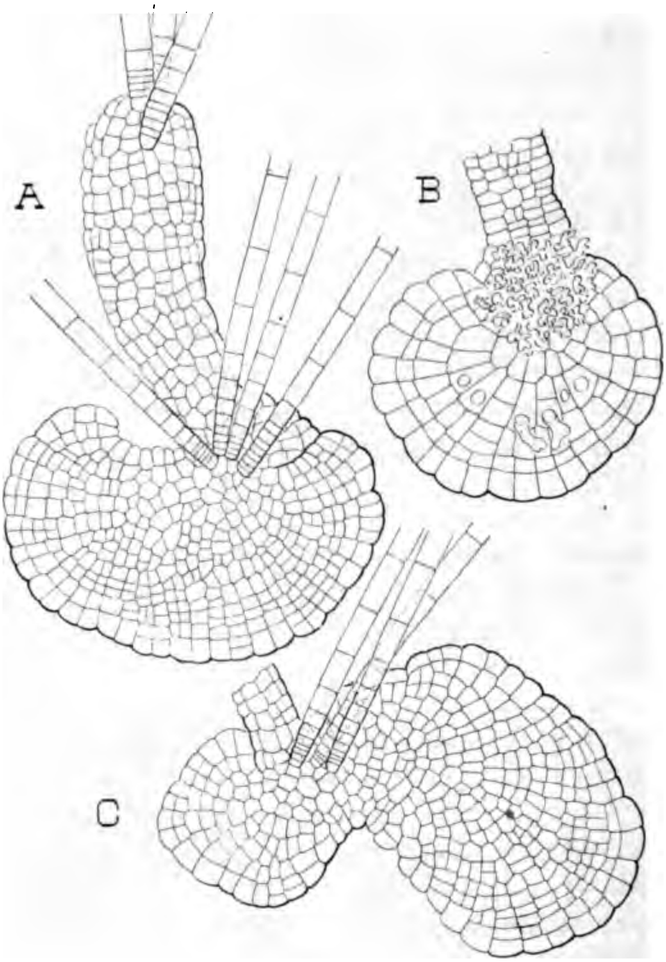


Fig. 11. — Plantules falkenbergiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary. — A et C montrent deux plantules dont la lame rampante est un peu différente ; l'une et l'autre possèdent une petite touffe de poils sur la lame, au pied de la colonnette ; B, plantule vue de dessous ; les cellules sont plus larges que sur la face supérieure. (Gr. 200).

mais dont les lignes indiquant la direction des cloisonnements sont approximatives. On y voit qu'en s'élargissant graduellement, la lame commence à se festonner, et l'on

conçoit qu'une plantule de cette forme puisse fournir l'*A. melanoidea* précédemment décrit. Au contraire, d'après

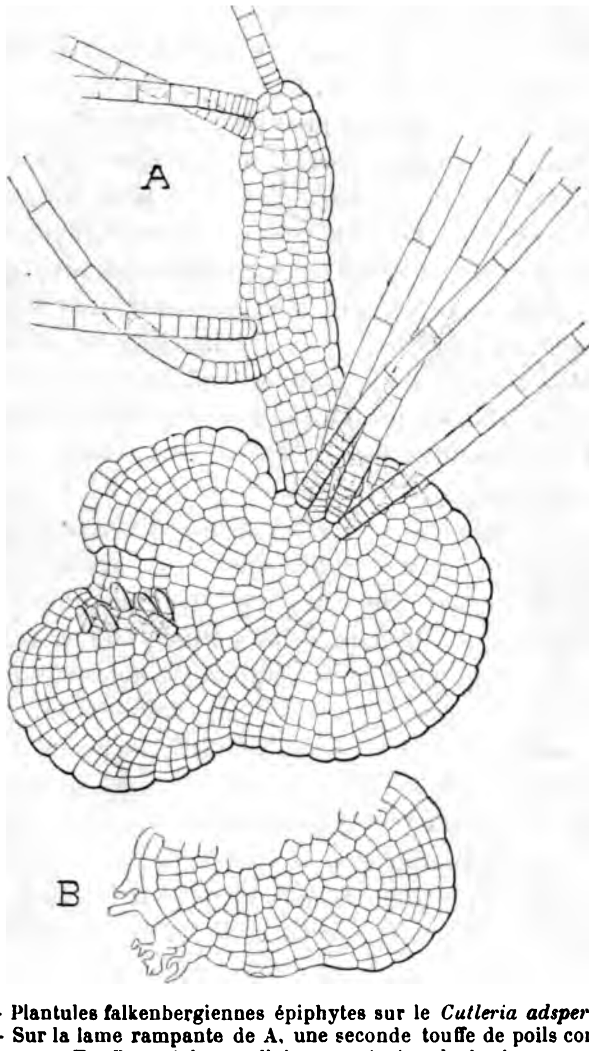


Fig. 12. — Plantules falkenbergiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary. — Sur la lame rampante de A, une seconde touffe de poils commence à se développer. En B, certaines cellules marginales de la lame rampante se développent en rhizoïdes apprimés. (Gr. 200.)

la forme de l'*A. chilosa* adulte, on ne peut supposer que son premier état corresponde aux plantules de Guéthary.

On remarquera aussi que les lames rampantes que j'ai représentées sont beaucoup moins laciniées que l'*A. parvula* de la figure 21 de M. Falkenberg (*loc. cit.*), bien que leurs dimensions soient plus grandes.

Vue de dessous, la lame rampante paraît formée de cellules plus larges (fig. 11, *B*) ; beaucoup d'entre elles, en particulier au voisinage du pied de la colonnette, produisent des rhizoïdes fixateurs courts, à digitations nombreuses; certains sont longs et vont chercher plus loin un point d'appui. On voit parfois des cellules du méristème marginal qui s'allongent elles-mêmes en rhizoïdes apprimés (fig. 12, *B*), et il est fort possible que leur présence n'arrête pas le cloisonnement marginal, car j'ai inutilement cherché de semblables rhizoïdes au fond des sillons qui séparent les festons. Les cellules qui les ont produits continuent probablement à s'accroître et à se diviser en passant par-dessus.

A la fin de mai, les lames rampantes de 3 millimètres n'étaient pas rares, et j'en ai rencontré plusieurs qui dépassaient 4 millimètres suivant leur plus grand diamètre; on a vu que celles obtenues par M. Falkenberg avec le *C. multifida* après huit mois de culture, sont plus courtes. Le plus grand nombre portait encore la colonnette dressée, non accrue, parfois rongée à son sommet; elle manque parfois, mais comme le moindre choc la brise à sa base avec la plus grande facilité, son absence est sans doute accidentelle, et l'on peut dire que normalement l'*Aglaozonia* de plus de 4 millimètres de longueur a conservé son proembryon dressé, lequel cependant ne peut lui être d'aucune utilité dans la nutrition, à cause de sa petite taille relative (fig. 14).

La figure 15, *A*, représente une section transversale dans une colonnette dont la lame rampante qui avait 1 millimètre de longueur a fourni les sections *B*, *C*, *D*, de plus en plus éloignées du bord. La figure 15, *E*, est fournie par une lame de 2 millimètres; on voit une touffe de poils endogènes déjà bien développés. Et enfin la figure *F* appartient à un

Aglaozonia de 3 millimètres. Assurément l'épaisseur de la plantule est notablement moindre que celle de l'*A. mela-*

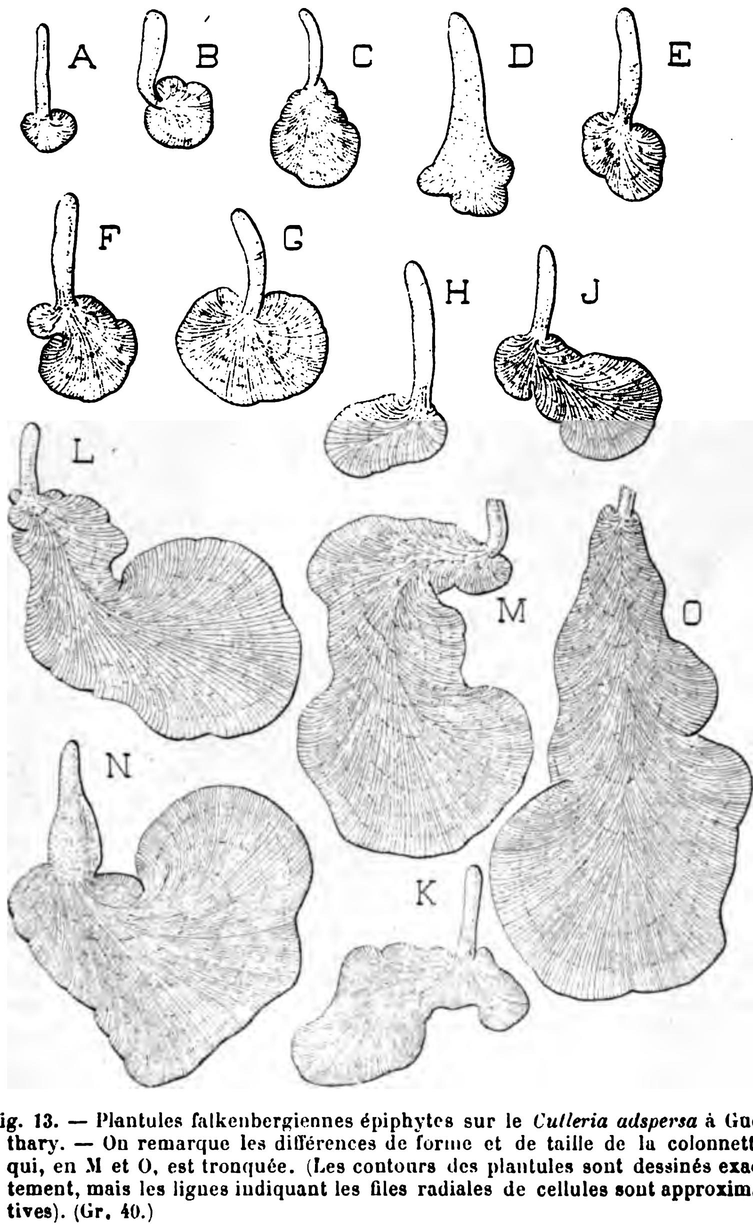


Fig. 13. — Plantules falkenbergiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary. — On remarque les différences de forme et de taille de la colonnette, qui, en M et O, est tronquée. (Les contours des plantules sont dessinés exactement, mais les lignes indiquant les files radiales de cellules sont approximatives). (Gr. 40.)

noidea de la figure 7, mais on conçoit que par son développement ultérieur elle s'en rapprochera. Ses assises sont déjà aussi nombreuses que dans l'*A. parvula* adulte de la figure 9, *A*, et dans l'*A. chilosa*.

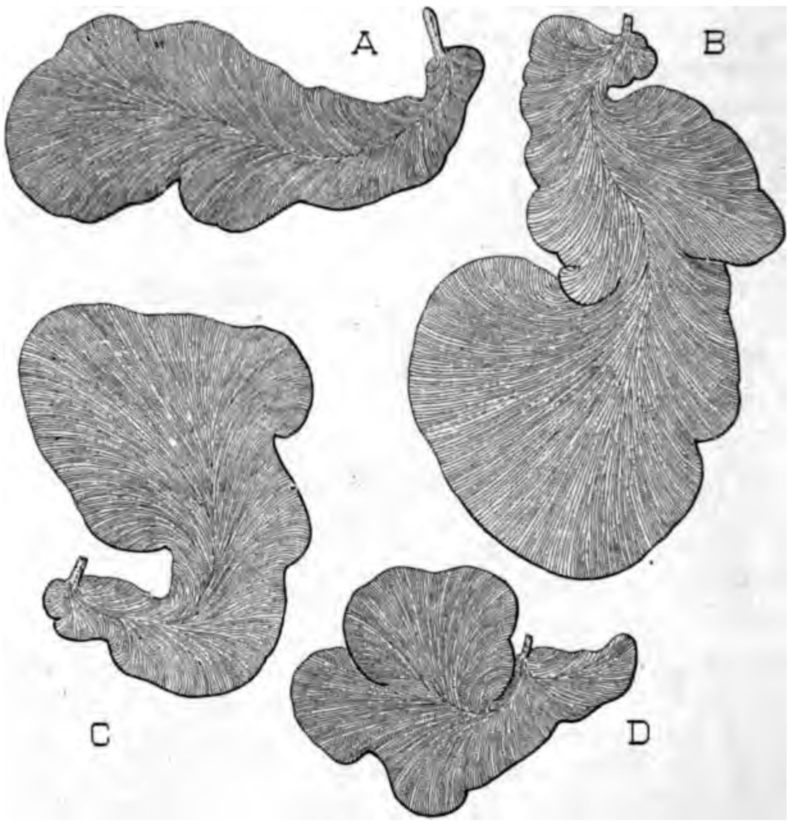


Fig. 14. — Plantules falkenbergiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary. — On comparera leur forme et leurs dimensions à celles de la figure 21 donnée par M. Falkenberg. Les colonnettes des plantules B, C, D, sont tronquées. (Les contours des plantules sont dessinés exactement, mais les lignes indiquant les files radiales de cellules sont approximatives.) (Gr. 20.)

Quand la plantule falkenbergienne se développe en un point stérile et nu, les rhizoïdes s'épatent sur le substratum ; mais lorsqu'elle s'étale sur un sore, les rhizoïdes compriment les filaments fertiles et s'enchevêtrent avec eux par-

fois si intimement que, sur des coupes, on pourrait les confondre avec eux et croire qu'ils sortent du substratum ; mais ce n'est là qu'une apparence.

J'ai conservé dans l'eau de mer un certain nombre de ces petits *Aglaozonia* séparés de leur substratum. Ils se sont accrus légèrement, mais, n'étant plus fixés, les parties

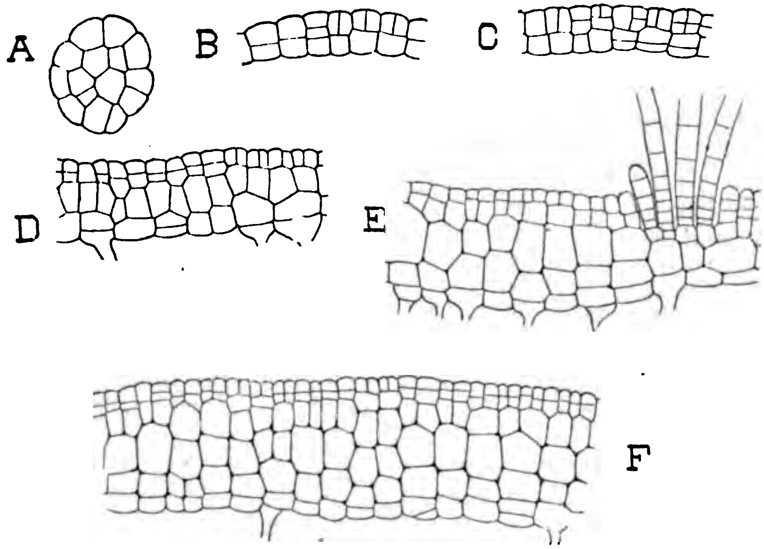


Fig. 15. — Plantules falkenbergiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary. — A, coupe transversale dans la colonnette d'une plantule dont la lame rampante, qui avait 1 millimètre de diamètre, a fourni les coupes transversales B, C, D, de plus en plus éloignées du bord ; E, coupe transversale dans une lame rampante de 2 millimètres ; F, coupe transversale dans une lame rampante de 3 millimètres. (Gr. 200.)

nouvelles se recourbaient par-dessous. Au bout d'un à deux mois, ils étaient morts.

Comme on le verra plus loin, la germination parthénogénétique des oosphères du *C. adspersa* donne en culture, à Guéthary, des formes falkenbergiennes, de plus petite taille que les précédentes, mais qui leur sont bien comparables. Il est donc fort probable que les plantules récoltées dans la nature proviennent aussi d'oosphères parthénogénétiques de la même plante. Comme, d'autre part, l'*A. mela-*

noidea est le seul *Aglaozonia* que l'on trouve à basse mer à Guéthary, qu'il vit au voisinage immédiat du *C. adspersa*, et que les plantules épiphytes étudiées plus haut paraissent avoir la même structure, autant du moins que l'on peut en juger par la comparaison de plantes adultes et de jeunes plantules, nous pouvons en conclure que ces formes falkenbergiennes sont l'origine de l'*A. melanoidea*.

§ 2. — Forme Thuret.

Les germinations de la forme Thuret sont aussi fréquentes que celles de la forme Falkenberg. Les *Cutleria* âgés abritant souvent d'autres végétations épiphytes, les premiers états ne sont pas toujours faciles à reconnaître. On les distingue des jeunes *Ectocarpus*, sous le microscope à dissection, parce que les filaments, plus abondamment cloisonnés transversalement, sont aussi plus souples, plus mous, plus affaissés. La plantule débute par un filament simple fixé par un ou plusieurs rhizoïdes; les cellules situées immédiatement au-dessus, aussi hautes, ou presque aussi hautes que larges, sont peu colorées; pour abréger, je dirai qu'elles constituent la *zone thallogène* du filament; au-dessus est une zone active d'accroissement, à cellules plates, bien colorées, produisant inférieurement les cellules précédentes, supérieurement des cellules qui régénèrent les cellules détruites au sommet. Au début, le filament se termine en pointe obtuse; plus tard, il est tronqué et cylindrique. Autrement dit, le filament originel est identique à l'un quelconque des fils qui garnissent la marge frangée d'une plante adulte, et chacune des branches qui va naître a la même valeur.

Aussitôt que la zone de méristème a produit entre elle et les cellules à rhizoïdes une zone thallogène de plusieurs cellules aussi hautes ou plus hautes que larges, l'une de celles-ci pousse une branche latérale qui se constitue, elle aussi, une zone de méristème centripète et centrifuge (1).

(1) Le cloisonnement n'est pas strictement trichothallique; les cellules

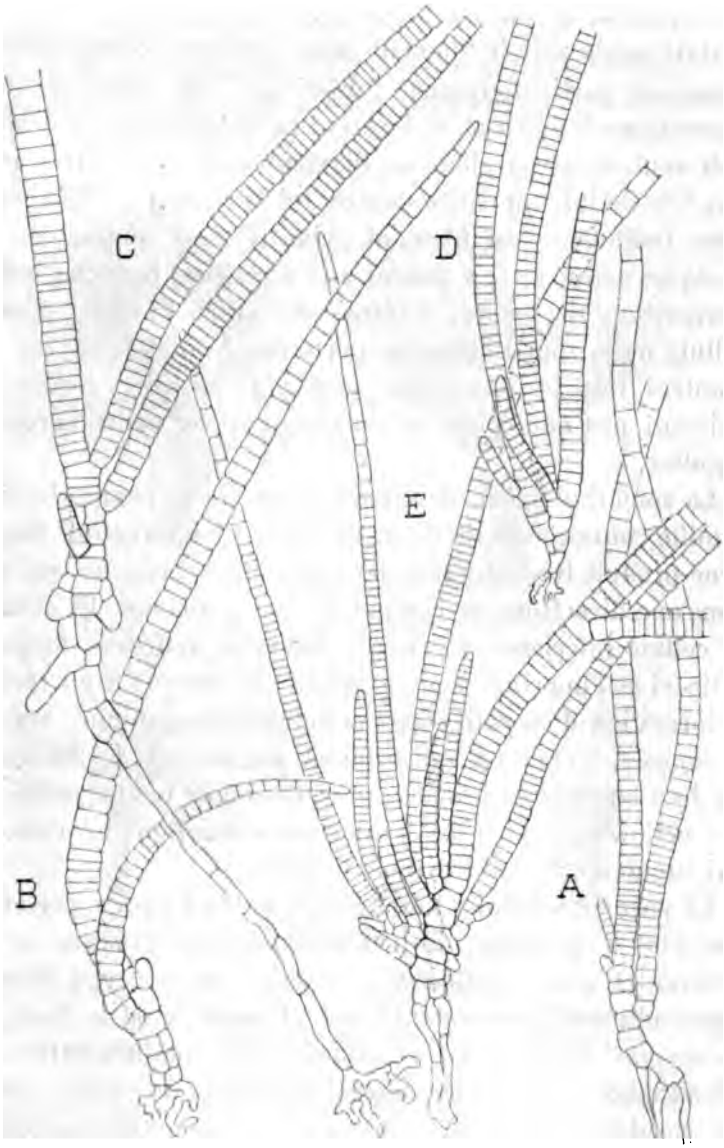


Fig. 16. — Plantules thurétiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary. — Les plantules très jeunes, A, D, E, sont typiques et bien caractérisées; la plantule C représente peut-être une végétation churchienne. (Gr. 200.)

produites (en particulier du côté libre) se divisent à leur tour perpendiculairement à la longueur du filament.

La direction de cette branche (fig. 16, *A*) fait au début un certain angle avec le filament mère, mais ses cellules thallogènes, et particulièrement l'inférieure, en prenant leurs dimensions définitives, redressent cette branche qui devient non seulement parallèle au filament mère, mais très rapprochée de lui, apprimée contre lui. Pendant ce temps, la zone thallogène du filament primitif s'est augmentée de quelques cellules, et a fourni une deuxième branche qui se comportera de même, et ainsi de suite. Parfois, chaque cellule de la zone thallogène porte une branche (fig. 16, *E*), d'autres fois les branches sont plus espacées; elles ne naissent pas non plus nécessairement en ordre acropète régulier.

La zone thallogène de chaque branche se comporte et se ramifie comme celle du filament mère. Chaque cellule thallogène produit très généralement une seule branche qui naît dans une direction quelconque de son pourtour. Et comme la cellule inférieure de chaque branche redresse toujours celle-ci et l'apprime contre la branche mère, il en résulte la formation d'un petit corps cellulaire tronconique, massif, le *support*, terminé à son sommet par autant de fils libres qu'il y a eu de branches produites. En même temps, certaines des cellules périphériques inférieures émettent un rhizoïde qui augmente la solidité de la fixation.

La paroi des cellules thallogènes, d'abord mince, prend un peu plus d'épaisseur, devient probablement gluante, et les différentes zones thallogènes, réunies en ce corps tronconique adhérent, se soudent l'une à l'autre ; c'est là l'origine de support du thalle du *C. adspersa*. La soudure entre cellules thallogènes accolées latéralement met un certain temps à se produire ; en comprimant une de ces plantules suffisamment, mais avec précaution, entre lame et lamelle, on sépare les parties accolées du support, et l'on juge facilement le mode de ramification. On constate en même temps que les cloisons longitudinales sont relativement rares dans les cellules thallogènes; la plantule, dans son jeune âge,

n'utilise guère ce procédé d'accroissement et de consolidation.

La taille que la plantule atteint par ce processus est variable, mais bientôt une double modification apparaît dans le mode

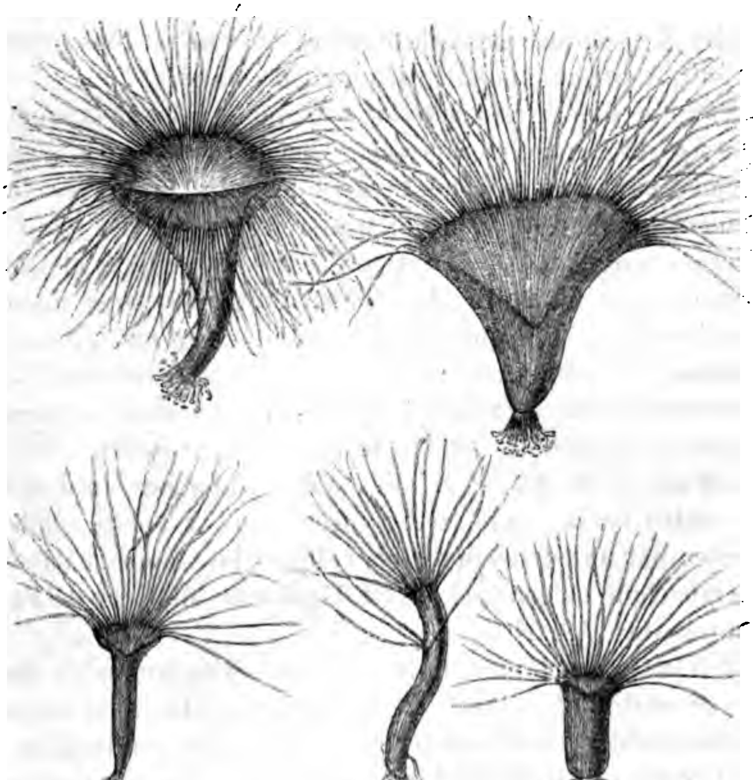


Fig. 17. — Plantules thurétiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary, pour montrer les différences dans la forme et la taille du support. (Gr. 20.)

de développement. La ramification, qui avait lieu dans un plan quelconque, ne se fait plus que parallèlement à la surface du support massif; en même temps, les fils, jusque-là dressés verticaux, s'infléchissent vers l'extérieur, et dès lors le sommet de la plantule se creuse en entonnoir. Les cellules thallogènes, au lieu de se souder en un corps massif frangé,

se soudent en une lame frangée continue constituée par deux couches de fils, comme au bord de la plante adulte. En même temps et désormais, les rameaux, autrement dit les fils, prennent régulièrement un cloisonnement longitudinal au-dessous du méristème, également comme dans la plante adulte. La soudure entre fils disposés en lame est plus rapide qu'entre rameaux constituant un corps massif.

Enfin, le pseudo-parenchyme du support, jusque-là homogène, se différencie en une couche périphérique, sorte d'épiderme, et une zone interne. Les cellules périphériques se cloisonnent longitudinalement et transversalement, les cellules internes restent intactes; on voit le résultat de ce cloisonnement sur la figure 18, *A*, représentant une coupe menée vers le milieu d'un support d'un peu plus de 1 millimètre de hauteur, terminé par un entonnoir d'égale hauteur. On retrouve la même structure à tous les niveaux, mais au niveau même de l'ombilic le centre de la coupe est occupé par un étroit massif de petites cellules. Immédiatement au-dessus, le centre de la coupe est creusé d'une cavité circulaire, limitée par une assise à petites cellules identiques à l'assise périphérique externe. et qui est l'épiderme intérieur de l'entonnoir (fig. 18, *B*).

J'ai fait un certain nombre de coupes longitudinales dans ces plantules. Mais il est à peu près impossible d'en obtenir de dessinables à la chambre claire montrant simultanément tout ce qui est intéressant. C'est pourquoi je me suis contenté de faire le schéma de la figure 18, *C*, qui indique l'origine et la structure de la plantule. M. Reinke en a publié un des plantules infundibuliformes de *Zanardinia* nées par prolifération sur des thalles adultes [78, 2, Pl. 2 (IX), fig. 13]. Je n'ai pas eu l'occasion d'étudier des plantules ayant cette origine, mais nos dessins ne se correspondent nullement.

La plantule est alors une sorte d'entonnoir mince, frangé, porté en son milieu par un support massif. La figure 17 montre les différences de forme et de taille du support qui,

une fois formé, ne s'accroît plus. La plantule, fixée par une base étroite, oscille sous le moindre effort, se balance par le plus léger mouvement de l'eau. Plus tard, la lame infundibuliforme se déchire suivant une génératrice, s'étale en une ou plusieurs lames triangulaires, s'affaisse; le long du support, et à la base de la lame, naissent des rhizoïdes qui

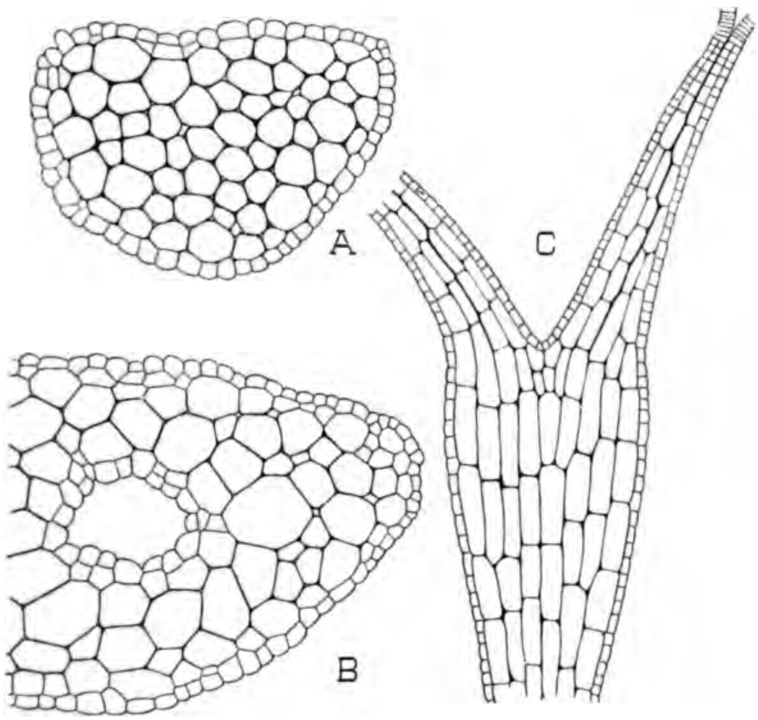


Fig. 18. — Plantules thurétiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary. — A, coupe transversale menée vers le milieu d'un support d'un peu plus d'un millimètre de hauteur, terminé par un entonnoir d'égale longueur: B, coupe transversale menée immédiatement au-dessus de l'ombilic de la même plantule; C, coupe longitudinale schématique dans une plantule thurétienne. (A, B. Gr. 200.)

fixent la plantule plus solidement au substratum. Les parties âgées sont alors rampantes, les parties jeunes, recourbées et dressées.

Un jeune *C. adspersa* est donc constitué: 1° par un support, uniquement pseudo-parenchymateux au début, qui plus tard

se différencie une couche superficielle à petites cellules par des cloisonnements périphériques transversaux et longitudinaux; 2° par une lame, d'abord en entonnoir, plus tard étalée, qui est le vrai thalle du *Cutleria*; cette lame est aussi pseudo-parenchymateuse, puisque deux fils se soudent pour la former, mais elle est surtout parenchymateuse à cause des nombreux cloisonnements ultérieurs.

Tel est le sort des germinations obtenues par Thuret il y a un demi-siècle. Elles deviennent de vrais thalles de *Cutleria*. Il y aurait lieu de rechercher dans quelle mesure la description précédente s'applique aux plantules de *C.multifida*.

Mais quel est leur sort ultérieur? Les *Cutleria* apparus à Guéthary à la fin de l'hiver, et qui ont acquis leur plein développement en avril et en mai, disparaissent en juin. Chauffés par un soleil ardent dans les flaques peu profondes où on les rencontre à marée basse, il est à présumer que l'élévation de la température n'est pas sans influence sur leur disparition. Toutefois, les plantules poussent vigoureusement. Leur substratum vieilli, dilacéré et arraché par la vague, les entraîne avec lui. Si le hasard du courant les laisse tomber vers le large, en un point plus profond, il n'est pas impossible que, soustraites à des conditions extérieures devenues défectueuses, elles ne s'y fixent et y continuent leur développement. Mais alors l'inverse ne semble plus guère possible, et les thalles qui apparaissent en hiver ne peuvent provenir, en règle générale, que de la germination des zoospores de l'*A. melanoidea*.

Nous devons nous demander maintenant quelle est l'origine des germinations épiphytes. On sait que M. Falkenberg à Naples avec le *C. multifida*, M. de Janczewski à Antibes avec le *C. adspersa*, ont uniquement obtenu dans leurs cultures des germinations falkenbergiennes provenant d'oosphères fécondées; que M. Church à Plymouth, avec le *C. multifida*, a uniquement obtenu des germinations parthénogénétiques falkenbergiennes, et la rareté des plantes mâles dans cette localité autorise la supposition que la fécon-

dation ne s'y fait point. Donc, que la fécondation ait lieu ou n'ait pas lieu, le résultat est le même.

Mais on sait aussi qu'à Saint-Vaast, Thuret a constaté une germination constamment parthénogénétique des oosphères du *C. multifida*, donnant une forme thurétienne. La rareté des plantes mâles de *C. multifida* et des thalles d'*Aglaozonia* à Saint-Vaast, et l'habileté bien connue avec laquelle opérait Thuret, écartent, pour expliquer ce fait, la supposition d'une erreur d'expérience.

De mon côté, comme on le verra plus loin, et bien que les individus mâles de *C. adspersa* soient plus nombreux à Guéthary que les individus femelles, je n'ai jamais obtenu en culture que des germinations parthénogénétiques d'oosphères, donnant des formes falkenbergiennes. La fécondation ne se fait pas. Or, comme nous l'avons vu dans le paragraphe précédent, les germinations épiphytes que j'ai rencontrées à Guéthary, falkenbergiennes ou thurétiennes, ne peuvent être attribuées aux zoospores d'*A. melanoidea*. Nous pourrions donc en conclure, d'après ceci, et d'après ce qu'a vu Thuret, que les deux formes de germination, observées dans la nature à Guéthary, proviennent d'oosphères parthénogénétiques. Nous verrons ultérieurement la possibilité d'une autre interprétation.

§. 3. — Forme Church.

J'ai isolé sous le microscope à dissection plusieurs centaines de germinations des formes Thuret et Falkenberg ; elles étaient parfaitement caractérisées. Mais en outre, parmi les précédentes, j'ai rencontré trois exemplaires de la forme Church. J'en ai représenté deux sur la figure 19, qu'un simple examen suffit à faire comprendre. La figure 19, *B*, est une colonnette qui s'est allongée à son sommet en un filament de *Cutleria*, et s'est élargie à sa base en une lame rampante d'*Aglaozonia*. Le filament cutlérien est à cellules courtes qui sans doute s'allongeront ; il n'a pas de méri-

stème localisé, et déjà deux poils (non deux filaments) sont insérés à sa base. La lame rampante est normale. Sur la figure 19, *A*, la colonnette est moins évidente et la partie cutlérienne est plus développée ; la lame rampante est encore toute jeune. Comme j'ai dit précédemment que le support d'un thalle de *Cutleria* se forme par la soudure des zones thallogènes, et que les cloisonnements longitudinaux y sont plutôt rares au début, je suis porté à croire que la plantule de la figure 16, *C*, n'est pas une forme thurétienne, mais une forme churchienne qui n'a pas encore développé de lame rampante ; elle porterait à quatre le nombre des formes Church rencontrées. La plantule de la figure 16, *B*, n'est pas d'allure très nette.

Les figures 19, *A*, 19, *B*, de plantules nées librement dans la nature, paraissent bien se rapporter à des germinations falkenbergiennes modifiées. Le nombre infime des formes churchiennes, comparé à celui des autres, vient à l'appui de l'idée que j'ai émise précédemment qu'elles sont des anomalies, mais il serait impossible de dire quelles conditions ont favorisé leur développement. La forme Church, considérée comme anomalie, est intéressante au même degré qu'une fleur de Phanérogame sur laquelle on suit des métamorphoses ou des régressions d'étamines ou de carpelles en pétales, etc..., et lorsque les Cutlériacées seront mieux connues, elle nous éclairera sans doute sur leur phylogénie.

La colonnette, en effet, est un organe problématique qui paraît avoir pour rôle principal de produire une lame d'*Aglaozonia* ; il est donc intéressant de la voir se modifier pour donner en outre des filaments de *Cutleria*. Je n'ai pas vu ces filaments cutlériens produire d'organes reproducteurs, mais M. Church et M. Kuckuck en ont observé ; d'ailleurs, les filaments cutlériens sont assez reconnaissables par eux-mêmes pour que la présence d'organes reproducteurs ne soit pas nécessaire pour les caractériser. Si la partie dressée des plantules churchiennes de M. Kuckuck [99, fig. 9 et 10] est un filament de *Cutleria*, comme le croit l'auteur,

cela prouverait que la colonnette n'est point un appareil nécessaire à la formation d'un *Aglaozonia* ; mais il ne me paraît pas certain qu'il en soit ainsi (Voy. précéd. p. 285). En effet, si son dessin *B* (*loc. cit.*, fig. 10) paraît bien représenter un filament monosiphonié, cutlérien, qui a produit une

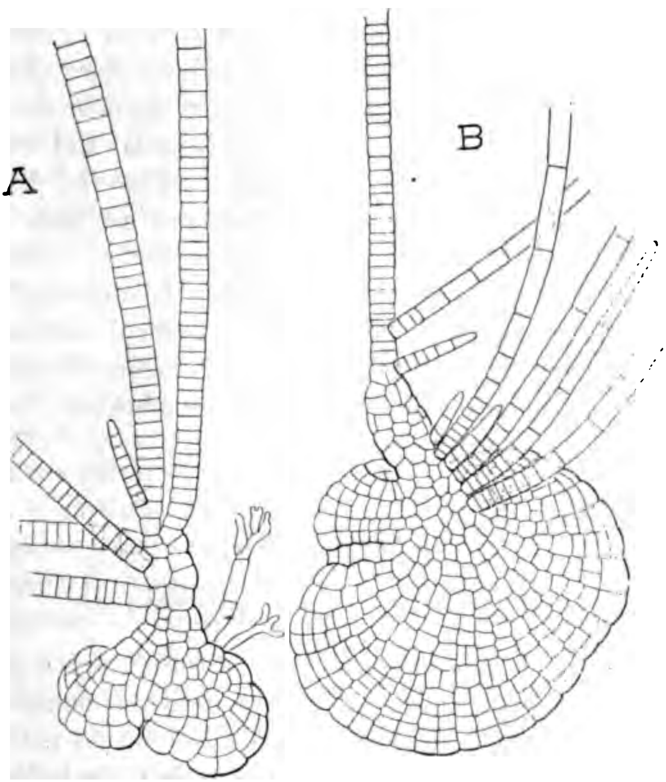


Fig. 19. — Plantules churchiennes épiphytes sur le *Cutleria adspersa* à Guéthary. (Gr. 200.)

lame rampante, les autres dessins (*loc. cit.*, fig. 9 ; *A*, *B*, *C*, fig. 10) paraissent plutôt une forme churchienne à colonnette extrêmement réduite. L'*A. parvula* étant fréquent à Helgoland, il ne doit pas être impossible de vérifier cette interprétation par l'étude des plantes jeunes recueillies dans la nature ; peut-être trouverait-on des filaments cutlériens qui, au lieu de rester isolés, donneraient un thalle

fascié réduit. D'ailleurs, d'après M. Gran, on trouverait à Christiania des *Cutleria* sexués de petite taille, pourvus d'un point d'attache assez grand, proportionnellement à la dimension de la plante, qui a la même forme et le même mode de croissance que celui de la plante asexuée (1).

En résumé, malgré ses dimensions insignifiantes, la colonnette falkenbergienne me paraît être un organe primordial, d'une grande importance théorique. Normalement, elle produit à sa base un *Aglaozonia* ; accidentellement (mais peut-être habituellement à Christiania) son sommet se transforme en outre en filaments de *Cutleria*. Dans la forme churchienne, la production basilaire est plus développée que la production apicale ; on prévoit que l'inverse pourrait aussi se présenter, l'expansion basilaire aglaozonienne restant rudimentaire ou nulle, l'accroissement terminal cutlérien devenant prédominant ; la colonnette portant un thalle fascié ne devrait pas être confondue avec le support décrit précédemment.

CHAPITRE IV

CULTURES DE « CUTLERIA ADSPERSA ».

Les individus mâles de *C. adspersa* étant deux à quatre fois plus abondants à Guéthary que les individus femelles, et M. de Janczewski ayant constaté à Antibes, où les individus de chaque sexe sont en nombre égal, que la fécondation des oosphères est nécessaire à leur germination, j'en concluais, *à priori*, que, à l'inverse de ce qui se passe dans la Manche pour le *C. multifida*, la fécondation doit être facile et fréquente, si même elle n'est pas indispensable à la germination.

On se rappelle que M. de Janczewski n'a pas réussi à voir

(1) Je cite cette observation de M. Gran (*Algevegetationen i Tönsbergfjorden*, Christiania, 1893) d'après M. Kuckuck [99, p. 112], car il est regrettable que l'auteur ait écrit son Mémoire dans une langue inconnue à la plupart des botanistes.

la fécondation s'opérer sous ses yeux, bien qu'il ait constaté une remarquable attraction entre les éléments sexués. Les anthérozoïdes, dit-il, « n'ont aucune affinité pour les oosphères à l'état mobile; mais sitôt que ces oosphères ont perdu leur mouvement, les anthérozoïdes, se dirigeant vers la lumière et rencontrant les oosphères dans leur chemin, tombent dans leur sphère d'attraction, commencent à tourner auprès d'elles, s'en rapprochent de plus en plus, se heurtent contre elles et finissent par s'accoler à n'importe quel point de leur surface. Si un nombre plus considérable d'anthérozoïdes s'est mis en contact avec une oosphère, ils lui impriment un mouvement de rotation plus ou moins prononcé, mais dépourvu de toute régularité et bien plus lent que dans les Fucacées (1) ». Mais il n'a jamais vu la fusion des protoplasmes dans les cultures cellulaires; elle se fait cependant dans de plus grands vases, et il reconnaît les oosphères fécondées à la présence de deux points rouges; ce sont les seules qui germent.

Je me suis proposé de rechercher si la fécondation se faisait, et comment elle s'opérait. Pour cela, à différentes reprises, du 9 mars au milieu d'avril, j'ai entrepris des cultures cellulaires. Dans les unes, j'ai mis des oosphères et des anthérozoïdes recueillis à l'aide d'une pipette; dans d'autres, des branches à oogones et à anthéridies, dans d'autres encore, de petits fragments de la plante. Or, je n'ai jamais vu de fécondation se produire, je n'ai même jamais remarqué la sphère d'attraction dont parlent M. Falkenberg et M. de Janczewski. Pendant des heures entières, j'ai suivi des oosphères en mouvement, ou récemment fixées, sans constater qu'elles eussent la moindre influence attractive sur les anthérozoïdes. Bien des fois, j'ai vu des anthérozoïdes se fixer sur des oosphères, rétracter leur cil antérieur, s'accoler, s'aplatir contre elles, mais sans qu'il y eut réellement fusion. Si des oosphères semblent pourvues de deux points rouges,

(1) M. Falkenberg (*loc. cit.*, p. 426) a vu, à Naples, les oosphères attirer les anthérozoïdes du *C. multifida* à plusieurs centimètres de distance.

c'est qu'un anthérozoïde parfois déjà désorganisé s'est fixé sur elles, mais sans s'y incorporer, comme il l'eût fait sur un corpuscule étranger quelconque.

Dans une cellule où les oosphères sont nombreuses, abstraction faite de celles qui se fixent çà et là, les premières qui s'arrêtent vont se fixer au bord de la goutte d'eau, soit du côté d'où vient la lumière, soit du côté opposé à la source lumineuse (1), s'arrondissent. Puis d'autres viennent se fixer aussi sur la lamelle, en deçà des précédentes, et ainsi de suite. Au bout de quelques heures, chacune d'elles est entourée d'une mince membrane. Mais pendant ce temps, les oosphères s'étalent, comblent les vides, et produisent l'effet d'une sorte de mosaïque. Celles qui sont au bord de la goutte s'étalent davantage, fusent comme M. de Janczewski l'a observé, en laissant couler leur protoplasme lentement ou brusquement. Dans certaines cultures, toutes les oosphères meurent ainsi le jour même de la déhiscence, d'autres fois, la mort est plus lente, générale seulement au bout de quelques jours. D'autres fois encore, quelques oosphères restent vivantes parmi des centaines d'autres qui sont mortes, et j'ai obtenu leur germination en transportant les lamelles dans des vases plus grands. Les cultures cellulaires, comme l'a constaté M. de Janczewski, conviennent donc peu aux oosphères du *C. adspersa*, mais si l'on met des oosphères dans un petit godet de verre autour duquel on a disposé des lamelles verticales, les oosphères qui restent vivantes et susceptibles de germer sont en proportion bien plus considérable.

(1) La lumière n'est certainement pas le seul facteur agissant sur la direction dans laquelle les oosphères vont se fixer, ou, peut-être plus exactement, une même intensité lumineuse n'agit pas d'une manière uniforme sur les oosphères aux différents moments de leur existence. C'est ainsi que j'ai constaté plusieurs fois que des oosphères de *C. adspersa*, prises avec une pipette dans une cuvette exposée à l'air où elles étaient sur le bord le plus éclairé, se partageaient en deux groupes dans une culture cellulaire, celle-ci étant installée dans une chambre, par conséquent exposée à une intensité lumineuse moindre que la précédente cuvette. Par leur grande taille, leur abondance, la durée de leur motilité et leur sensibilité, les oosphères de *C. adspersa* me paraissent particulièrement à recommander pour l'étude du mouvement des organismes libres.

Ne réussissant pas à observer de fécondation dans les cultures cellulaires, ni même à constater entre les éléments sexués une attraction qui fût l'indice de l'existence du phénomène, j'ai installé d'autres cultures, au milieu d'avril, dans des coupelles d'une dizaine de centimètres de diamètre, avec des morceaux de la plante, soit uniquement femelles, soit des deux sexes. Je crois avoir pris les précautions nécessaires pour éviter les causes d'erreur provenant de la présence des anthérozoïdes. Je récoltais de beaux exemplaires que j'avais soin de débarrasser, sur place, des pierres ou des coquilles adhérentes, puis d'agiter fortement dans l'eau, et je les emportais dans des seaux, qui renfermaient exclusivement des individus mâles ou des individus femelles. A la maison, ces plantes étaient mises dans des cuvettes d'eau recueillie loin de la station des *Cutleria*, puis filtrée sur papier. Des fragments de ces plantes étaient alors placés dans des coupelles ou dans des verres contenant de l'eau filtrée. A la rigueur, ces précautions sont même superflues, car les déhiscences se continuent dans les cuvettes plusieurs jours après la récolte; en attendant plusieurs jours, on peut être certain qu'aucun anthérozoïde ne persiste parmi les oosphères dans les cuvettes à plantes femelles.

J'ai recommencé plusieurs fois ces cultures, et j'ai toujours obtenu d'abondantes déhiscences. Un grand nombre d'oosphères meurent comme il a été dit précédemment, mais des milliers ont germé. Or, le résultat a toujours été le même; qu'il s'agisse des coupelles à oosphères ou des coupelles à oosphères et anthérozoïdes, les germinations sont toujours de la forme Falkenberg, jamais de la forme Thuret. Par conséquent, dans les conditions où je me suis placé, les oosphères du *C. adspersa* germent uniquement par parthénogenèse, et les plantules sont les mêmes que celles obtenues par M. de Janczewski avec des oosphères fécondées (1).

Bien que les germinations dans les deux séries de cul-

(1) On ne pourrait pas supposer l'existence de plantes accidentellement monoïques; c'est un fait que jamais aucun auteur n'a signalé.

tures soient étroitement comparables, j'ai choisi pour les dessiner surtout celles provenant des cultures femelles, incontestablement parthénogénétiques. Les variations dans la forme extérieure des plantules paraissent tenir à un éclairage défectueux, à la gêne de germinations trop rapprochées les unes des autres, à la petitesse des vases employés..., etc.

L'oosphère se divise en deux ; la partie inférieure s'allonge en un rhizoïde pauvre en chromatophores, court ou long, simple ou ramifié, mais généralement terminé par un épatement digité revêtu d'une couche de gelée, de nature pectique, qui facilite la fixation. La partie supérieure très colorée se cloisonne d'abord transversalement, puis longitudinalement, la rapidité avec laquelle apparaissent les cloisons longitudinales étant très variable suivant les individus. Mais toujours, dès que la plantule a quelques cellules superposées, la cellule supérieure, ou l'une des cellules supérieures, se termine en un poil incolore (fig. 20, *C*), parfois rejeté sur le côté (fig. 20, *E*, *H*) par suite d'une croissance défectueuse. La figure 20, *J*, d'une plantule âgée de quarante jours, montre trois poils au sommet de la colonnette, comme nous avons vu souvent le fait se produire sur les plantules épiphytes ; le poil terminal est le plus ancien. La plantule (fig. 20, *Q*) âgée de quarante-deux jours, plus avancée, est de forme normale ; la colonnette est dressée et le thalle rampant lui est perpendiculaire; c'est bien le début des plantules observées dans la nature, mais celles-ci sont de plus grande taille.

Bien souvent, la plantule est déviée dans sa forme, comme on le voit sur les dessins *K* à *P* (fig. 20) qui représentent des plantules du même âge et de la même culture que *G* et *J*, et qui correspondent aux plantules dorsiventrales de M. de Janczewski. Tantôt, la base de la colonnette reste droite et les cloisonnements de sa moitié supérieure poussent cette partie sur le côté (fig. 20, *E*, *H*, *K*) ; tantôt, il se fait comme un fléchissement de toute la colonnette autour des rhizoïdes; elle se penche vers le substratum (fig. 20, *L*, *M*, *N*) jusqu'à se coucher sur lui. Les poils qui se forment ultérieurement,

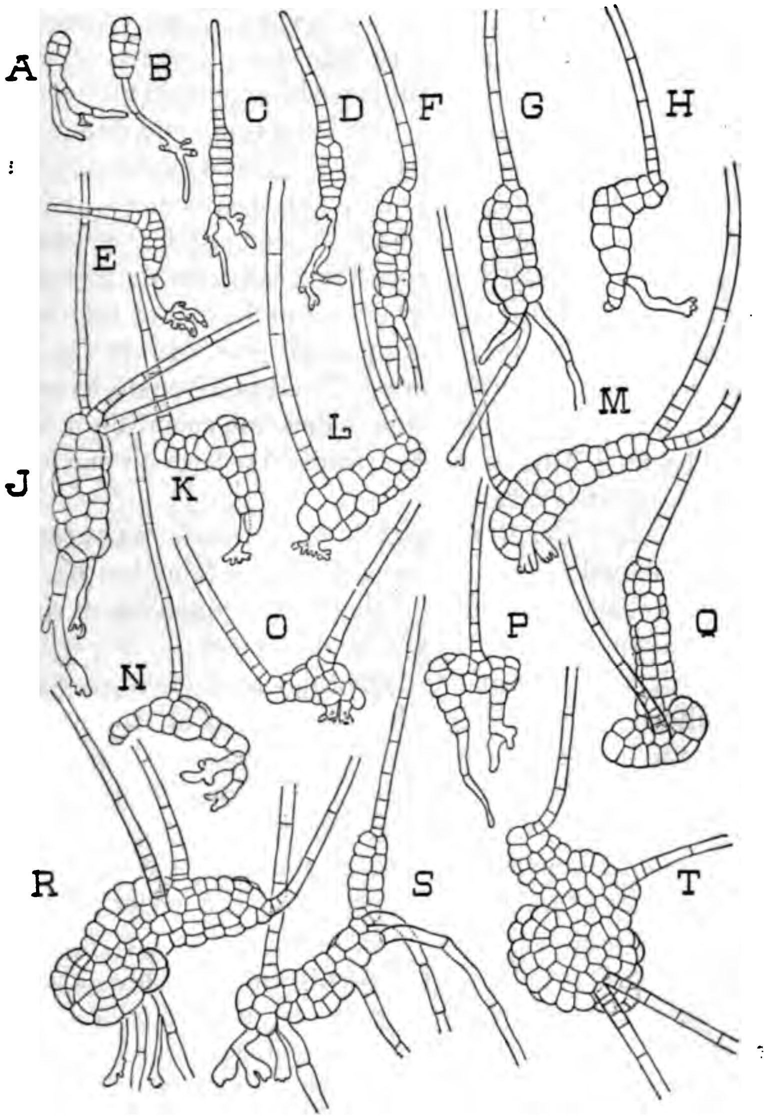


Fig. 20. — Plantules falkenbergiennes d'oosphères parthénogénétiques de *Cutleria adspersa*, obtenues en culture à Guéthary. — A, B, C, D, E, plantules âgées de treize jours (20 avril au 3 mai) ; F à P, plantules âgées de quarante jours (20 avril au 29 mai), choisies pour montrer les différentes formes que prend la colonnette ; Q, R, S, plantules âgées de quarante-deux jours (20 avril au 31 mai) ; T, plantule âgée de soixante jours (20 avril au 19 juin). (Gr. 200.)

au lieu de naître en des points quelconques du pourtour de la colonnette, et de s'infléchir vers son sommet organique, naissent exclusivement sur sa face dorsale et se dressent perpendiculairement. Suivant la position plus ou moins couchée de ces colonnettes, la jeune lame rampante donne à la plantule un aspect particulier (*R*, *S*, âgées de quarante-deux jours, *T*, âgée de soixante jours). J'ai trouvé aussi un bon nombre de plantules, provenant de colonnettes couchées, qui avaient tout à fait la forme d'une carapace de tortue; la face supérieure convexe portait des poils, la face inférieure concave, des rhizoïdes ; on ne pouvait plus, dans ce cas, distinguer l'extrémité antérieure de l'extrémité postérieure, et il me paraît très probable que le développement de la lame basilaire, au lieu d'être localisé, avait dû se faire sur une beaucoup plus grande étendue.

Les plantules *A*, *B*, *C* (fig. 21), sont parmi les plus grandes que j'ai obtenues dans les vases à plantes femelles. La culture d'où elles proviennent, d'abord remarquablement vigoureuse, fut ensuite envahie par les diatomées.

J'ai dit plus haut que les plantules sont identiques dans les cultures fatalement parthénogénétiques et dans celles à plantes mâles et femelles, mais plusieurs de ces dernières se sont maintenues plus pures et m'ont donné des plantules mieux développées. C'est ainsi que *A*, *B*, *C* (fig. 22), âgées seulement de quarante jours, ressemblent davantage, par leur taille et le nombre de leurs cellules, à celles récoltées dans la nature.

Enfin, la figure 22, *D*, représente l'une des plus grandes plantules obtenues en culture; elle est âgée de près de trois mois. Le 9 mars, je mis dans une coupelle quelques fragments de plantes mâles et de plantes femelles que j'y laissai plusieurs jours. Un mois après, sur le fond de la coupelle, étaient un certain nombre de germinations peu avancées, formées seulement de quelques cellules superposées et d'un long rhizoïde, et non munies d'un poil; au bord de l'eau, sur la face de la coupelle la plus rapprochée de la fenêtre, les germinations,

un peu plus avancées, formaient une bordure sombre. A la fin de mai, les premières s'étaient à peine développées davantage, beaucoup étaient mortes; au contraire, quelques-unes de celles en bordure s'étaient considérablement accrues, mais les colonnettes étaient en partie mortes; certaines de ces plantules avaient leur lame rampante recourbée en dessous; celle que représente la figure 22, *D*, était l'une des

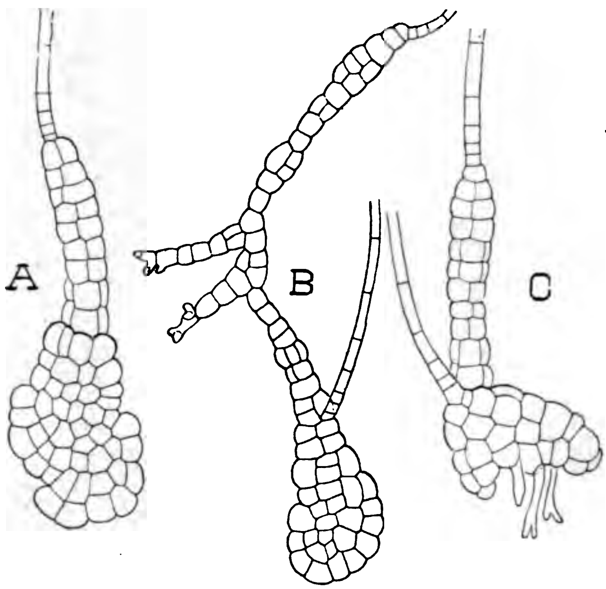


Fig. 21. — Plantules falkenbergiennes d'oosphères parthénogénétiques de *Cutleria adspersa*, âgées de soixante-dix jours (10 avril au 20 juin). (Gr. 200).

mieux étalées; cependant, elle était plus bombée que dans les plantules trouvées dans la nature : c'est pourquoi les bords du dessin sont moins nets; on n'y voit plus qu'un poil adulte et deux poils jeunes; les autres avaient sans doute disparu.

Une des coupelles de culture, plus éloignée de la fenêtre et un peu abritée par la bordure de la tablette qui la soutenait, nous montre un curieux allongement de la colonnette sous l'influence de l'insuffisance d'éclairement. Cette modification est particulièrement nette sur les plantules *B*, *J*, *K*

(fig. 23) âgées de quarante-huit jours, où la colonnette est

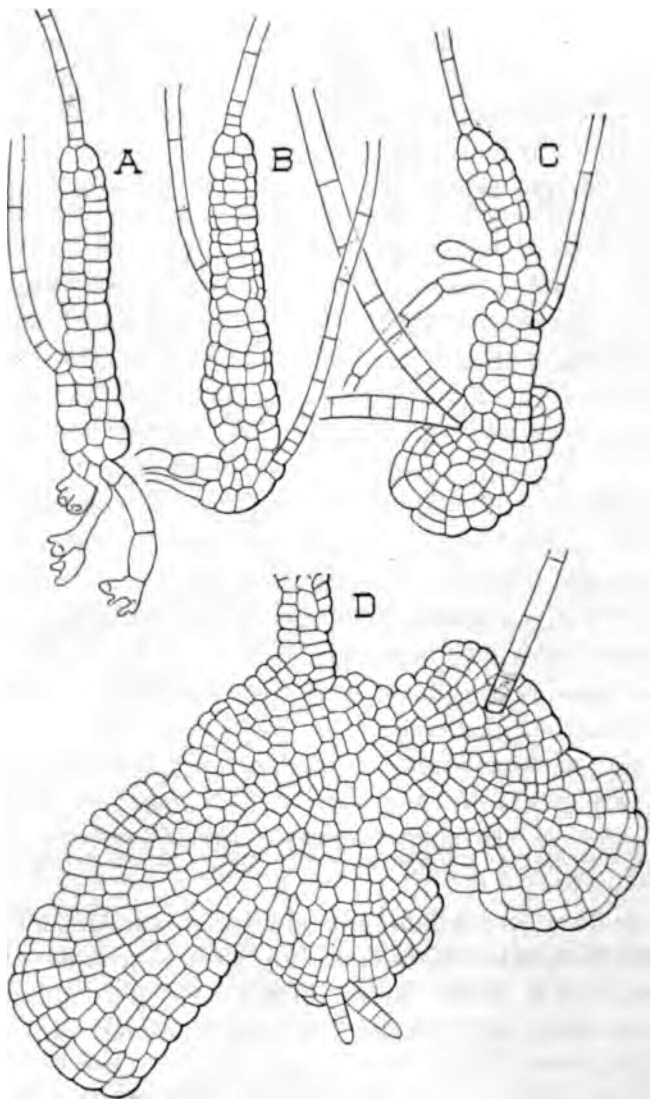


Fig. 22. — Plantules falkenbergiennes de *Cutleria adspersa* obtenues en culture à Guéthary. — A, B, C, plantules âgées de quarante jours (20 avril au 29 mai); D, plantule âgée de près de trois mois (9 mars au 31 mai). (Gr. 200.)

formée, sur presque toute la longueur, d'une seule série de cellules. Les plantules *L* du même âge, et *M*, *N*, *O*, âgées

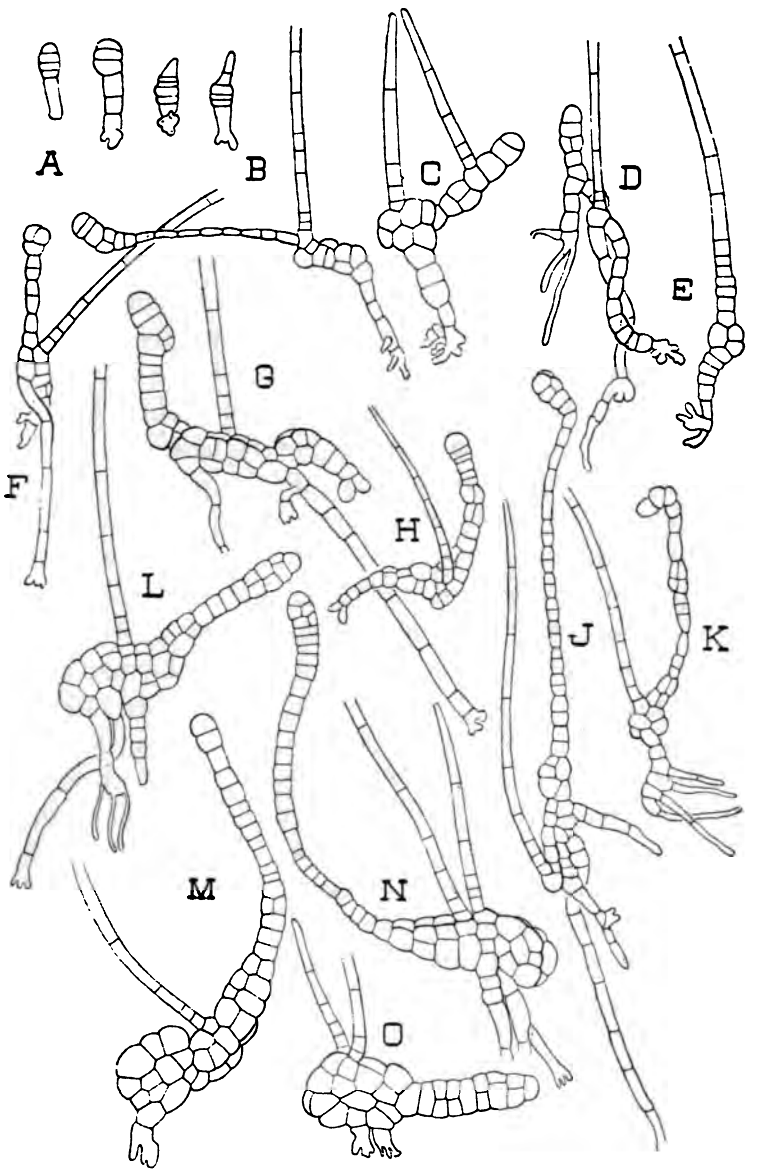


Fig. 23. — Plantules falkenbergiennes d'oosphères parthénogénétiques de *Cutleria adspersa*, obtenues à Guéthary, dans un vase de culture insuffisamment éclairé. — A, germinations âgées de cinq jours (10 au 15 avril); B à J, plantules âgées de quarante-huit jours (10 avril au 28 mai); M, N, O, plantules âgées de soixante-dix jours (10 avril au 20 juin). (Gr. 200.)

de soixante-dix jours, commencent à développer la lame rampante. Je n'ai jamais trouvé dans la nature de plantules semblablement déformées; on remarquera qu'aucune d'elles ne porte de poil terminal.

Enfin, dans la plupart des cultures, un certain nombre d'oosphères, au lieu de se fixer contre la paroi du vase, restent flottantes. Elles germent à la surface de l'eau et s'y étalent en prenant des formes bizarres, car les poils et les rhizoïdes sont nombreux et très longs; ceux que portent les plantules de la figure 24 étaient au moins trois fois plus longs que sur les dessins. Certains rhizoïdes, à cellules plus courtes, sont mieux pourvus de chromatophores que les rhizoïdes ordinaires; la plantule de la figure 24, *D*, par exemple, se termine à une extrémité par un poil, à l'autre extrémité par un de ces rhizoïdes colorés.

En somme, toutes les plantules de mes cultures peuvent se rapporter au type Falkenberg normal, ou plus ou moins dévié, comme celles obtenues autrefois par M. de Janczewski. Parmi les milliers de germinations que j'ai obtenues, aucune n'était du type Thuret ni du type Church. Je suis donc d'accord, sous ce rapport, avec M. Church, dont toutes les germinations sont aussi parthénogénétiques; d'accord avec MM. Falkenberg et de Janczewski, sous le rapport du résultat obtenu, mais non sous celui de l'origine, puisque, d'après ces deux auteurs, les oosphères fécondées sont les seules qui puissent germer.

Le fait que toutes mes germinations sont parthénogénétiques, et que les oosphères n'exercent même pas d'attraction sur les anthérozoïdes, dans les cultures, est d'autant plus bizarre que les plantes mâles sont 2-4 fois plus nombreuses que les plantes femelles à Guéthary. On a vu précédemment (p. 283) que M. Church suppose que la parthénogenèse du *C. multifida* dans la Manche est due à l'époque de la végétation de cette plante, à sa disparition sous l'influence de l'abaissement de la température. J'avoue que je ne saisis pas très bien la valeur de cette explication : je ne vois pas com-

ment une plante qui développe ses organes reproducteurs en juillet et août, c'est-à-dire pendant les mois les plus chauds de l'année, pourrait souffrir, à ce moment-là, dans sa sexualité, de ce qu'en octobre elle périra par l'abaissement de la température. Cependant, cette explication s'appuie sur

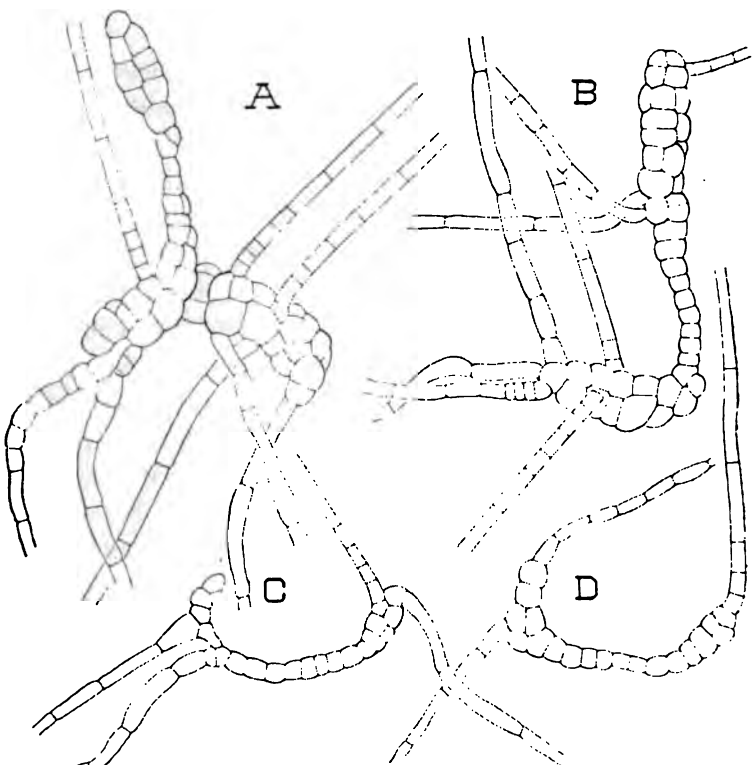


Fig. 24. — Plantules falkenbergiennes flottantes, obtenues d'oosphères parthénogénétiques de *Cutleria adspersa*, à Guéthary, âgées de cinquante jours (10 avril au 29 mai). (Gr. 200.)

ce que, à Naples, le *C. multifida* se reproduit de janvier à mars et disparaît en avril, et je pourrais ajouter sur ce que le *C. adspersa*, à Antibes, se reproduit en mars et avril et disparaît au commencement de l'été ; dans ces deux localités, ces plantes, dont les oosphères sont seules capables de germination, disparaissent donc lorsque la température

s'élève. Autrement dit, tout s'y passe à l'inverse de Plymouth. Il y a là une relation qu'il était bon de relever, mais qui maintenant n'a plus de valeur, puisque le *C. adspersa* de Guéthary est parthénogénétique comme le *C. multifida* de Plymouth, bien qu'il disparaisse par l'élévation de la température, comme celui d'Antibes et comme le *C. multifida* de Naples.

Comment pouvons-nous expliquer la présence simultanée et en nombre égal de germinations épiphytes thurétiennes et falkenbergiennes sur le *C. adspersa* de Guéthary? Puisque, dans mes cultures, les oosphères ont toujours et uniquement donné des germinations falkenbergiennes parthénogénétiques, il est légitime de penser que les plantules épiphytes du même type ont, dans la nature, la même origine parthénogénétique. Quant aux germinations thurétiennes, puisque Thuret les a obtenues également par la parthénogenèse du *C. multifida*, rien ne s'oppose à ce qu'elles soient attribuables, elles aussi, à la parthénogenèse des oosphères; il suffirait d'admettre que dans la nature, à Guéthary, se trouvent simultanément réunies les conditions réalisées isolément à Plymouth et à Saint-Vaast; les oosphères pouvant donner parthénogénétiquement l'une ou l'autre sorte de germination.

Une autre explication paraîtra peut-être plus satisfaisante. Il est surprenant que des plantes mâles, en nombre plus considérable que les plantes femelles, soient sans aucune utilité pour la fécondation. Or, à Naples, M. Falkenberg voit la fécondation s'opérer sous ses yeux, les oosphères attirant les anthérozoïdes à une distance relativement considérable; à Antibes, M. de Janczewski constate une sphère d'attraction plus limitée, la fécondation ne se fait pas en cultures cellulaires, mais elle a lieu dans les assiettes de culture; à Guéthary, il n'y a point de sphère d'attraction, point de fécondation en cultures cellulaires ni dans les vases de culture, mais si les oosphères ne se fécondent pas en captivité, il n'en est peut-être pas de même dans la nature, où la ger-

mination des oosphères fécondées donnerait des plantules thurétiennes (1).

Cette variation dans l'intensité de la sexualité, pour bizarre qu'elle paraisse, n'est cependant pas nouvelle dans l'histoire des Phéosporées. En effet, on sait que M. Berthold [81] a vu des copulations isogamiques se faire à Naples sous ses yeux, et en nombre considérable, avec l'*Ectocarpus siliculosus* et le *Scytosiphon Lomentaria*, et tout récemment, M. Oltmanns [99] a vérifié le fait, dans la même localité, pour la première espèce; qu'au contraire, l'*E. siliculosus* ne m'a montré à Guéthary [96, 2] que des copulations très rares, et que M. Kuckuck [98] a obtenu à Helgoland, avec le *Scytosiphon*, des résultats concordants avec les miens. Je rappellerai enfin que, dans cette même localité de Guéthary, j'ai obtenu avec l'*Ectocarpus secundus* [96, 2] de nombreuses copulations hétérogamiques, tandis qu'en me plaçant exactement dans les mêmes conditions avec l'*Ectocarpus Lebelii*, je n'ai jamais obtenu que des germinations parthénogénétiques, et j'ai répété les mêmes expériences en 1898 sans plus de succès. Les bizarreries que nous présentent ces Ectocarpées peuvent donc nous aider à saisir et à apprécier celles des *Cutleria*. Je ferai encore une remarque qui, dans une certaine mesure, vient à l'appui de l'hypothèse de la fécondation dans la nature.

Partout où l'on a fait des cultures d'oosphères de *Cutleria*, à Plymouth, Saint-Vaast, Guéthary, Antibes, Naples, on a obtenu une seule sorte de germination dans ces cultures. Quand il y avait fécondation, il n'y avait pas parthénogenèse, et quand il y avait parthénogenèse il n'y avait pas fécondation (2). Par conséquent, puisque je trouve à Guéthary deux sortes de germinations, et que les plantes mâles y sont abon-

(1) Je reconnais que l'on pourrait aussi bien dire que, les oosphères n'exerçant pas la moindre attraction à Guéthary, les germinations y seront nécessairement toutes parthénogénétiques. Je me contente d'émettre des suppositions et d'envisager les choses à différents points de vue. On dira d'ailleurs plus loin qu'au point de vue de la théorie le résultat est le même.

(2) L'expérience est incomplète pour Plymouth, mais le résultat en est probable.

dantes, il est donc fort possible que les unes proviennent d'oosphères parthénogénétiques et les autres d'oosphères fécondées.

On choisira entre les deux hypothèses précédentes, mais, quelle que soit celle adoptée, elle vient à l'appui de l'idée que je soutiens ici, à savoir, que les oosphères de *Cutleria*, fécondées ou parthénogénétiques, comme les zoospores d'*Aglaozonia*, donnent en germant ou la forme Thuret, ou la forme Falkenberg, suivant qu'agissent dans un sens ou dans l'autre des conditions que, d'ailleurs, nous ne savons point préciser.

On pourrait comparer la variabilité de cette alternance à ce qui se passe chez les Urédinées. On sait que, dernièrement, M. Dietel a montré qu'un certain nombre d'*Uromyces* et de *Puccinia* annuels, qui ont à la fois des écidiospores et des téleutospores, peuvent donner plusieurs générations successives d'écidiospores, et que, par conséquent, l'alternance de générations est plus variable, moins directe qu'on croyait (1).

Enfin, on sait aussi que, dans son Mémoire sur la réduction périodique du nombre des chromosomes, M. Strasburger admet que, dans les phénomènes d'alternance de générations, les noyaux de la forme sexuée possèdent moitié moins de chromosomes que ceux de la forme asexuée. Je n'ai aucun renseignement à donner sur ce sujet, mais une étude du noyau des oosphères du *Zanardinia* et du *Cutleria* et des zoospores du *Zanardinia* et de l'*Aglaozonia*, serait particulièrement intéressante au point de vue de la vérification des idées de M. Strasburger, et aiderait peut-être à comprendre la variabilité du produit de la germination des corps reproducteurs.

(1) M. Giard (*Comptes rendus*, 1891 et 1892) a désigné « sous le nom de *pœcilogonie*, la particularité que présentent certains animaux, appartenant à une même espèce, de suivre un développement ontogénique différent en divers points de leur habitat, ou même dans une localité unique, mais dans des conditions éthologiques variées ». L'auteur a surtout en vue le développement larvaire, plus ou moins dilaté ou plus ou moins condensé, d'une même espèce, suivant les conditions dans lesquelles il vit. Le cas des Cutlériacées ne se rattache donc qu'indirectement à la pœcilogonie ; il y avait là cependant un rapprochement à signaler.

CHAPITRE V

LES PLANTULES ÉPIPHYTES DU « CUTLERIA MULTIFIDA »

M. Allen, directeur du laboratoire maritime de Plymouth, a bien voulu me faire adresser de très beaux exemplaires de *C. multifida* récoltés dans les premiers jours d'août dernier. Tous étaient femelles. La plupart ne portaient aucune germination de *Cutleria*; quelques-uns en portaient çà et là, et un exemplaire de grande taille m'en a fourni un grand nombre. Toutes les germinations, sans exception, étaient du type Falkenberg. Au lieu d'être éparses sur le thalle, comme celles du *C. adspersa* à Guéthary, elles sont rassemblées, accumulées sur les sores. J'en ai vu parfois plus d'une douzaine sur un même sore; elles sont insérées en des points quelconques des arbuscules reproducteurs; leurs rhizoïdes descendent vers le thalle et s'enchevêtrent; les lames aglaozoniennes et les colonnettes se gênent mutuellement jusqu'à se déformer; parfois, les germinations croissent les unes sur les autres, et dans ce cas les dissections ne sont pas faciles. Il est donc de toute évidence que ces plantules falkenbergiennes proviennent de la germination parthénogénétique d'oosphères moins agiles que leurs sœurs, qui, au lieu d'aller se fixer au loin, sont tombées dans le buisson des arbuscules reproducteurs et n'en ont pas pu sortir. J'ai vu un certain nombre d'oogones dont la déhiscence n'était que partielle, et j'ai cherché si des germinations ne se seraient pas faites à l'intérieur de la logette, comme cela arrive pour les sporanges pluriloculaires de l'*Acinetospora pusilla* et de plusieurs Ectocarpées, mais je n'en ai point vu trace. La déhiscence successive des logettes n'est pas de nature à surprendre, puisque nous savons que chez les *Cutleria*, comme chez les *Sphacelaria*, la déhiscence est indépendante pour chaque logette, mais elle paraît plus fréquente à Plymouth qu'ailleurs. Je ne doute pas que, dans certaines conditions défavorables, les oosphères du *Cutleria* perdent leur motilité, deviennent de

véritables aplanospores, autrement dit, qu'elles présentent les états variés que nous connaissons chez l'*Acinetospora pusilla*, l'*Ectocarpus virescens*, etc.

J'ai dit précédemment (p. 274) combien les colonnettes obtenues par M. Falkenberg sont réduites comme taille et comme nombre de cellules, et j'ai insisté (p. 279) sur les plus grandes dimensions et la plus grande complication de celles figurées par M. Church. Aucune de ces germinations falkenbergiennes ne porte de poils sur la colonnette ni sur la lame rampante. Le seul dessin de plantule aglaozonienne de *C. multifida* dans lequel on voit un poil est celui de la figure 10, *A*, donné par M. Kuckuck [99], et encore celui-ci est-il éloigné du pied de la colonnette. M. de Janczewski, au contraire, en figure sur toutes ses plantules de *C. adspersa*; j'en ai représenté aussi sur tous les dessins précédents; lorsqu'il n'y a pas de poil terminal au sommet de la colonnette, par exemple sur les plantules insuffisamment éclairées (fig. 23), il s'en développe plus tard en un autre point. Mes cultures et celles de M. de Janczewski correspondent parfaitement sous ce rapport aux plantules épiphytes falkenbergiennes s'étant accrues dans des conditions plus normales. Les plantules que j'obtenais dans une simple chambre d'hôtel concordant avec celles de la nature, j'en concluais que celles provenant de cultures établies dans des laboratoires bien aménagés, comme ceux de Naples et de Plymouth, doivent encore bien mieux représenter les germinations naturelles. Il y avait donc lieu d'induire que les plantules falkenbergiennes du *C. adspersa* et du *C. multifida* sont construites exactement sur le même type, mais qu'elles diffèrent : 1° dès le début, par la présence d'un ou plusieurs poils chez les germinations du *C. adspersa* qui manquent complètement chez celles du *C. multifida* (1); 2° finalement, par la forme de la lame rampante qui dans

(1) M. Falkenberg a représenté (*loc. cit.*, fig. 16) une plantule trouvée dans la nature qui, à l'inverse des plantules de culture, se termine en pointe au sommet. Cette pointe est bizarre, mais ne ressemble guère à un poil.

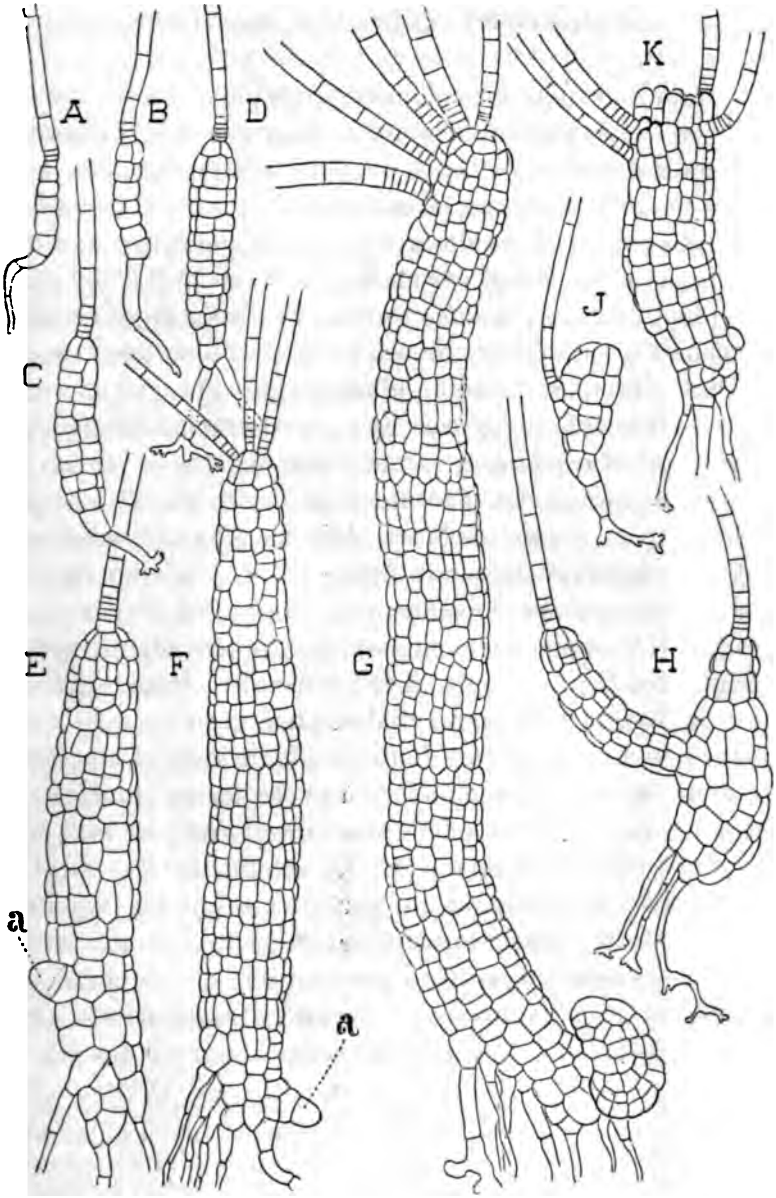


Fig. 25. — Plantules falkenbergiennes épiphytes sur le *Cutleria multifida* à Plymouth, recueilli dans la première semaine d'août 1899. — A à G, états successifs des plantules; *a*, origine de la lame rampante; H, colonnette bifurquée; J, colonnette de forme déviée; K, colonnette accidentellement tronquée dont le sommet a développé de nouveaux poils. (Gr. 200.)

un cas prend celle de l'*A. melanoidea*, dans l'autre celle de l'*A. parvula*.

Or, non seulement les colonnettes des plantules naturelles du *C. multifida* portent des poils, mais elles les forment à leur sommet plus tôt et en plus grand nombre que celles du *C. adspersa*. En outre, certaines colonnettes du *Cutleria* de Plymouth sont de bien plus grande taille que celles de Guéthary, comme on le voit sur les figures 25 et 26 (1).

La plantule 25, *A*, formée seulement de quelques cellules superposées, est déjà terminée par un poil bien développé ; j'ai vu un certain nombre de plantules de cet âge ; elles ne peuvent être confondues avec des germinations étrangères, *Ectocarpus*, *Myriotrichia*,... etc., car on trouve toutes les formes de passage. La plantule de la figure 25, *B*, un peu plus avancée, a pris quelques cloisons longitudinales, qui sont plus nombreuses sur la figure 25, *C*, où elles ont été suivies d'un nouveau cloisonnement transversal. Sur la plantule 25, *D*, les cloisonnements sont encore très réguliers. Sur la figure 25, *E*, il n'y a plus d'ordre dans les cloisonnements intercalaires, et certaines cellules, plus grandes que leurs voisines, se diviseront sans doute prochainement. Un peu audessus de la base, une cellule (*a*) à protoplasme abondant et très dense fait saillie et a déjà pris une cloison ; elle est l'origine d'une lame rampante. Sur la colonnette 25, *F*, plus grande, plus cloisonnée, et qui porte trois poils terminaux, l'état de la future lame rampante est un peu plus avancé. Bien que j'aie examiné un nombre considérable de plantules de *C. adspersa*, je n'ai jamais vu d'exemples aussi nets du premier état de la lame rampante que ceux-ci, qui correspondent

(1) J'aurais vivement désiré vérifier ces différences sur des plantes provenant de Saint-Vaast ou de Naples, et j'en ai demandé dans ces deux localités. Mais au moment de la végétation des *Cutleria* (en 1899) il n'y avait pas de botaniste au laboratoire de Naples pouvant récolter ces Algues. A Saint-Vaast, où Thuret récoltait le *C. multifida* en abondance, mais sur un espace très limité, on n'a pas pu m'en fournir, soit que la plante ait disparu, soit que l'on n'ait pas su retrouver sa station. Lorsque je suis passé à Antibes à la fin de mai dernier, j'ai vu le *Zanardinia* en place, mais la saison était trop avancée pour trouver des *Cutleria*.

d'ailleurs parfaitement à la description de M. Falkenberg. Je les ai observés bien souvent au contraire, et à tous les états successifs, sur les exemplaires de Plymouth. La simple comparaison des dessins 25, *E*, et 25, *F*, montre que cette lame rampante apparaît à un niveau variable de la colonnette, ce qui tient peut-être à la position plus ou moins gênée occupée par la plantule sur les arbuscules des sores.

La figure 25, *F*, par sa taille, correspond aux plus grandes colonnettes de Guéthary ; elle est plus grande aussi que celles des cultures de M. Church. La colonnette 25, *G*, la dépasse encore ; le sommet porte cinq poils ; je n'en ai jamais vu autant sur les plantules de Guéthary, et j'en ai trouvé au maximum sept sur les colonnettes de Plymouth ; la lame rampante basilaire est encore très jeune, et les nombreux rhizoïdes qui se développent sur la colonnette vont la fixer solidement. La lame rampante est plus développée sur la figure *A* (Pl. IX) : j'ai vu un certain nombre de lames rampantes de la même taille et d'autres plus larges. On voit que sa forme première ressemble à celle des lames produites par le *C. adspersa* ; il eût été intéressant de posséder des états aussi avancés que ceux des figures 13 et 14 pour la comparaison des états ultérieurs, et dans ce but j'avais prié M. Allen de bien vouloir faire draguer des *Cutleria* quelques semaines plus tard. Mais, à la fin d'août, le mauvais temps l'en a empêché, et en septembre on n'a pas pu retrouver la plante à Plymouth. La colonnette de la figure *A* (Pl. IX) dépassait les dimensions du dessin de quelques rangées de cellules; on remarquera la touffe latérale de poils déjà signalée à propos du *C. adspersa* ; la lame rampante ne porte pas, au pied de la colonnette, la touffe que je rencontrais sur les plantules épiphytes de Guéthary, et qui paraît toujours manquer sur les plantules de Plymouth ; c'est sans doute une différence spécifique. Cependant, les poils se forment facilement sur ces germinations de *C. multifida* ; j'ai vu, en effet, un certain nombre de colonnettes brisées : or, aucune ne réparait sa blessure ni ne prenait de nouveaux cloisonnements transver-

saux pour acquérir sa longueur primitive, mais presque toutes prolongeaient en poil plusieurs de leurs cellules terminales (fig. 25, *K*).

Toutes les colonnettes n'atteignent pas la taille des plantules 25, *G* et (Pl. IX) *A* ; la plantule *B* (Pl. IX) est de dimensions plus modestes. J'ai observé aussi plusieurs plantules bifurquées comme celle de la figure 25, *H* ; d'autres donnent simplement l'apparence d'une bifurcation parce qu'elles croissent les unes sur les autres. Enfin, j'ai représenté sur les dessins 25, *J*, et (Pl. IX) *C*, *D*, *E*, plusieurs cas de déformations de plantules gênées dans leur développement ; certaines d'entre elles rappellent celles que j'ai obtenues dans mes cultures où elles étaient en effet trop nombreuses (1).

Les plantules falkenbergiennes précédentes, ayant sûrement pour origine des oosphères du *C. multifida*, sont instructives, car elles nous montrent leur véritable forme dans la nature. Les plantules obtenues par M. Falkenberg étaient rabougries et incomplètes. La recherche de ces plantules épiphytes donnerait des résultats intéressants par leur comparaison dans les différentes localités. Toutefois, il faudrait se mettre en garde contre le mélange des formes dans les localités où les deux espèces de *Cutleria* croissent simultanément.

CHAPITRE VI

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les Cutlériacées présentent un thalle sexué et un thalle asexué. La plante sexuée du *Zanardinia*, monoïque, ne diffère de la plante asexuée que par la nature des organes reproducteurs ; c'est un cas comparable à celui du *Padina*. La plante sexuée des *Cutleria* (*C. adspersa*, *C. multifida*) est dioïque ; il y a donc trois sortes de thalles comme chez les *Dictyota* et *Dictyopteris*. Mais, à l'inverse de ce qui existe

(1) Les plantules de la planche IX sont représentées au grossissement de 240 ; celles des autres figures au grossissement de 200.

chez ces deux genres, les thalles sexués et asexués sont différents comme port, structure et mode d'accroissement.

Le thalle à oogones ou à anthéridies des *Cutleria*, comme le thalle du *Zanardinia*, est formé par la soudure de deux couches de filaments, dont les cellules subissent ensuite des cloisonnements qui en augmentent la surface et l'épaisseur ; c'est donc à la fois un pseudo-parenchyme et un parenchyme, et j'ai indiqué avec détails comment se font la soudure et les cloisonnements. Le thalle à zoospores, au contraire (*Aglaozonia*), est une lame rampante dont les cloisonnements primaires, radiaux et tangentiels, sont marginaux ; la constitution est donc celle d'un parenchyme, et l'apparence extérieure est celle d'un *Zonaria*.

Les Sporochnacées (*Carpomitra*, *Sporochnus*, etc...) paraissent être les seules Algues où l'on trouve un mode de formation du thalle comparable à celui du thalle sexué des *Cutleria*. Leurs seuls organes reproducteurs connus sont les sporanges uniloculaires ; le thalle qui les porte correspond donc à un thalle asexué de *Zanardinia* et non à un thalle asexué de *Cutleria*. En supposant que les phénomènes généraux correspondent à ceux des Cutlériacées, les thalles sexués et asexués seraient semblables, comme dans le *Zanardinia*.

On a cru longtemps que le thalle à zoospores des *Cutleria* était un genre indépendant, nommé *Aglaozonia*. Puis, quand on découvrit les relations qui l'unissent au *Cutleria*, on admit qu'à chacune des deux espèces de nos côtes européennes correspondait un *Aglaozonia* particulier : l'*A. parvula* était le sporophyte du *C. multifida*, l'*A. chilosa* le sporophyte du *C. adspersa*. Le premier rapprochement paraît actuellement indiscutable ; il n'en est pas de même du second. J'ai rencontré, en effet, à Guéthary et sur la côte nord de l'Espagne une troisième espèce d'*Aglaozonia*, l'*A. melanoidea*, que Schousboe avait déjà récolté au Maroc au commencement du siècle, mais dont la nature aglaozonienne n'avait pas été exactement interprétée. Or, je crois avoir démontré,

dans les précédents chapitres, que l'*A. melanoidea* est la forme asexuée du *C. adspersa*. Nous connaissons donc trois plantes asexuées et seulement deux plantes sexuées. Le correspondant sexué de l'*A. chilosa* est ignoré; peut-être n'existe-t-il pas sur les côtes européennes.

Si l'on devait admettre, comme naguère, qu'entre un *Cutleria* et un *Aglaozonia*, il y a une alternance de générations régulière, comparable à celle bien connue entre le gamétophyte et le sporophyte d'une Fougère ou d'une Mousse, l'affirmation précédente pourrait sembler hasardée. Mais la distribution géographique suffirait à prouver que cette alternance n'est nullement nécessaire; le *C. multifida*, en effet, ne remonte pas à une latitude aussi élevée que l'*A. parvula* qui existe seul en Écosse et sur les côtes atlantiques de Norvège, où, par conséquent, il se reproduit constamment sans alternance de générations, ou peut-être seulement presque constamment, comme à Helgoland. L'*A. chilosa* se comporte probablement dans la Méditerranée (il n'a pas été cité ailleurs) comme l'*A. parvula* dans les régions méridionales; sa forme sexuée a disparu, ou bien elle est représentée par une de ces espèces exotiques, *C. pacifica*, *C. compressa*, qui sont encore très incomplètement étudiées. D'autre part, le *C. adspersa* vivant dans toute la Méditerranée, tandis que son *Aglaozonia*, l'*A. melanoidea*, est connu seulement au Maroc et dans le Golfe de Gascogne, c'est qu'il s'y reproduit uniquement par ses oosphères, ou bien plus probablement que, malgré sa grande taille, l'*A. melanoidea* y a été méconnu jusqu'à présent.

Même dans les localités où un *Cutleria* vit au voisinage de son *Aglaozonia*, cette alternance de générations n'est nullement nécessaire; un *Cutleria* peut produire un *Cutleria* et un *Aglaozonia* produire un *Aglaozonia*, de même aussi qu'un *Cutleria* peut produire un *Aglaozonia* et réciproquement. La parthénogenèse vient encore compliquer la question. On l'observe non seulement dans des localités où les individus femelles sont en nombre infiniment plus considé-

rable que les mâles, où par conséquent une fécondation générale des oosphères est matériellement impossible, mais je l'ai constatée à Guéthary où, inversement, les individus mâles sont plus nombreux que les femelles, où par conséquent on ne s'attendrait pas à la rencontrer. Et le résultat de la germination parthénogénétique de ces oosphères n'est même pas constant; ici, elle donne un *Cutleria*, là, un *Aglaozonia*. Aussi, ai-je pu proposer deux hypothèses pour expliquer la présence simultanée dans la nature, à Guéthary, des deux sortes de germinations thurétienne et falkenbergienne. Ou bien, ces germinations proviennent uniformément d'oosphères parthénogénétiques, ou bien, si l'on s'appuie sur le fait que les auteurs ont toujours obtenu une seule sorte de germination dans leurs cultures d'oosphères, et que d'autre part les oosphères parthénogénétiques m'ont toujours donné en culture des germinations falkenbergiennes, on dira que les germinations falkenbergiennes de Guéthary proviennent d'oosphères parthénogénétiques, et que les germinations thurétiennes proviennent du développement d'oosphères fécondées. Cette seconde hypothèse a contre elle que, jusqu'à présent, les auteurs n'ont pas obtenu de jeunes *Cutleria* dans leurs cultures d'oosphères fécondées, et que les seules germinations thurétiennes provenant du *Cutleria* connues jusqu'ici sont dues à des oosphères parthénogénétiques ; mais d'autre part, on admettra difficilement qu'un aussi grand nombre d'anthéridies restent sans emploi, d'autant plus que sur les *C. multifida* de Plymouth (où les individus mâles sont exceptionnels), j'ai trouvé seulement des germinations épiphytes de la forme falkenbergienne. Et quelle que soit l'hypothèse adoptée, on conclura que les oosphères de *Cutleria*, fécondées ou parthénogénétiques, comme les zoospores d'*Aglaozonia,* donnent en germant la forme thurétienne ou la forme falkenbergienne, suivant qu'agissent dans un sens ou dans l'autre des conditions que nous ne savons point préciser.

Les plantules que j'ai trouvées sur le *C. adspersa* et le

C. multifida sont plus parfaites et plus développées que celles qui ont été obtenues dans les cultures. Par conséquent, dans l'étude complexe des Cutlériacées, il sera prudent, dorénavant, de ne pas s'en tenir à l'étude de germinations dans des vases de culture, et de rechercher parallèlement celles-ci dans la nature.

J'ai montré comment une germination thurétienne de *C. adspersa*, un simple filament, se transforme en une lame frangée et fasciée. L'évolution se fait en deux temps, car les filaments se soudent d'abord en un organe intermédiaire, que j'ai appelé le *support*, et qu'il y aurait lieu de rechercher sur le *C. multifida* et le *Zanardinia*.

Les germinations falkenbergiennes sont plus curieuses encore. La *lame rampante* a une réelle ressemblance avec un *Zonaria* par sa structure et son mode d'accroissement; elle porte des touffes de poils endogènes comme celles du *Dictyota* (1), mais la fructification est différente de celle d'une Dictyotée. Les sporanges renferment des zoospores en nombre variable. La présence de zoosporanges, identiques sur les *Zanardinia* et *Aglaozonia*, ne se retrouve pas chez les Dictyotées, dont on considère au contraire les tétrasporanges comme caractéristiques, et c'est là une différence fort importante. Toutefois, M. Bornet a cité le cas du *Zonaria Tournefortii* comme étant sous ce rapport une déviation au type des Dictyotées; les sporanges, complètement exserts après déchirure de la cuticule, et entourés de paraphyses, renferment huit spores au lieu de quatre, disposées à l'intérieur du sporange comme les oosphères d'un *Fucus* dans l'oogone. On n'a vu ni la déhiscence, ni l'état de ces spores; qu'elles soient motiles ou non, les sporanges qui les renferment se rapprochent davantage des sporanges d'*Aglaozonia* que les autres tétrasporanges. Il existe donc des affinités réelles, mais incomplètes, entre le thalle asexué du *Cutleria* et celui des Dictyotées.

(1) A ma connaissance, les poils du *Zonaria* n'ont pas été étudiés à ce point de vue.

Certains *Sphacelaria* présentent à leur base une lame rampante encore peu étudiée, que l'on pourrait peut-être comparer à un *Aglaozonia*, bien que celui-ci ne noircisse pas par l'eau de Javel. Mais le caractère d'une réaction chimique de la membrane ne me semble pas avoir la même importance que les caractères morphologiques. Le *Battersia* a un thalle crustacé sans sphacèle, comparable à celui d'un *Aglaozonia*, et ses sores fructifères (bien que les sporanges uniloculaires soient seuls connus), qui sont ses seules parties dressées, ne paraissent pas sans analogie avec ceux des Cutlériacées. Lorsque j'ai annoncé la présence d'anthéridies chez le *Sphacelaria Hystrix* [98, 3] et l'*Halopteris filicina* [99, 2], j'ai fait remarquer que la structure et le mode de déhiscence des anthéridies et des sporanges pluriloculaires (oogones) étaient très comparables chez ces plantes et chez les Cutlériacées et Tiloptéridacées. La disposition en sores des sporanges uniloculaires d'*Aglaozonia* rappelle les sores des Laminaires, les dimensions mises à part. Les cloisonnements secondaires sont assez rares chez les Phéosporées ; j'en ai mentionné d'abondants chez l'*A. melanoidea* et on connaît ceux de certaines Laminaires.

Que l'*Aglaozonia* provienne de l'une ou de l'autre sorte d'éléments reproducteurs, il n'est pas un produit direct de la germination, mais un produit secondaire, toujours formé par un proembryon ou *colonnette*. On a dit que des lames d'*Aglaozonia* naissaient sur des *Cutleria* confervoïdes, mais il m'a semblé que ces plantules étaient plutôt des colonnettes très peu développées, produisant un *Aglaozonia* à leur base, et se transformant en filaments de *Cutleria* à leur sommet ; j'ai appelé cette sorte de plantule *Forme Church*, par opposition aux formes Thuret et Falkenberg. On a obtenu en culture des organes reproducteurs, oogones ou anthéridies, identiques à ceux des vrais *Cutleria*, sur des filaments portés au sommet de ces *colonnettes*, mais on n'a point vu encore ces filaments se transformer en thalle fascié (à moins qu'il en soit ainsi sur les plantes norvégiennes citées

par M. Gran); toutefois, il est à prévoir que ce cas sera observé un jour ou l'autre.

Ainsi, la colonnette produit normalement à sa base un *Aglaozonia*, et parfois aussi à son sommet un *Cutleria*. Les auteurs ont cité une multiplication par prolifération superficielle sur le *Zanardinia* et le *C. multifida*, et le mode d'accroissement et de végétation des *Aglaozonia* est très favorable à leur multiplication par boutures marginales. Au contraire, on n'a jamais observé qu'un thalle de *Cutleria* pût naître par prolifération sur un thalle d'*Aglaozonia* et réciproquement, ni qu'une colonnette fût portée par l'un ou par l'autre thalle. Il y a opposition complète entre le *Cutleria* et l'*Aglaozonia*. La colonnette est au contraire un lien entre eux, bien que sa structure diffère nettement de l'un et de l'autre. Elle nous apparaît donc comme un organe essentiel et primordial, dont l'importance phylogénique est sans doute considérable, mais impossible actuellement à préciser. Bien qu'elle soit longtemps persistante sur les plantules falkenbergiennes, elle ne peut jouer qu'un rôle physiologique insignifiant à partir du moment où la lame rampante a pris un certain développement; son rôle morphologique est considérable, au contraire, puisqu'elle paraît être l'origine nécessaire de l'*Aglaozonia*. C'est un proembryon, mais un proembryon atavique. La détermination de sa vraie nature serait d'un aussi grand poids, pour la détermination des affinités des Cutlériacées, que la connaissance de l'origine du thalle et de la structure de leurs organes reproducteurs. Un *Cutleria* n'est pas une synthèse de deux genres, mais de trois : le *Cutleria* proprement dit, l'*Aglaozonia*, et la colonnette de genre inconnu. Mais je ne vois pas de genre actuel de Phéosporée ayant le mode de structure et de développement de la colonnette. Toutefois, à première vue, une colonnette n'est pas sans ressemblance avec un *Asperococcus* jeune, mais celui-ci devient fistuleux avec l'âge, et ses poils sont endogènes, tandis que la colonnette reste pleine et porte des poils exogènes. Elle me paraît

se rapprocher davantage des *Myriotrichia* et surtout des *Litosiphon*, qui, comme elle, sont pleins et portent des poils exogènes, mais ceux-ci sont diffus au lieu d'être localisés en touffes. D'ailleurs, l'étude de la colonnette est à son début; rien n'indiquait, dans le Mémoire classique de M. Falkenberg, qu'elle pût acquérir une taille égale à celle des plantules que j'ai représentées ici ; aussi n'avait-on point cherché à se rendre compte de sa vraie nature ni de ses affinités. De même que nous trouvons, parmi les germinations épiphytes, de rares plantules churchiennes qui nous éclairent sur le rôle de la colonnette, on trouvera peut-être un jour d'autres plantules anormales, dont la colonnette portera des organes reproducteurs lui appartenant en propre, et qui nous indiqueront ses affinités réelles.

Je résume ci-dessous les affinités des différentes parties d'un *Cutleria*.

CUTLERIA	Thalle sexué (*Cutleria*)	Thalle : *Ectocarpus*, *Tilopteris*, *Carpomitra*.
		Organes reproducteurs : *Tilopteris*, *Sphacelaria*.
	Colonnette (?)	Thalle : *Myriotrichia*, *Litosiphon*.
		Organes reproducteurs : ??
	Thalle asexué (*Aglaozonia*)	Thalle : *Battersia*, *Sphacelaria*, *Zonaria*, *Padina*, *Dictyota*.
		Organes reproducteurs : *Zonaria*, *Laminaria*.

EXPLICATION DE LA PLANCHE IX

Fig. 26. — Plantules falkenbergiennes épiphytes sur le *Cutleria multifida* à Plymouth, recueilli dans la première semaine d'août 1899. — A, B, plantules normales; C, colonnette correspondant à la figure 25 J, mais plus âgée ; D, E, colonnettes déformées. (Gr. 240.)

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

48. J. Agardh, Species Genera et Ordines Algarum ; vol. I, Fucoideæ (Lund, 1848).
86. F. Ardissone, Phycologia mediterranea; vol. I (Varese, 1886).
89. E.-A. Batters, A List of the Marine Algæ of Berwick on Tweed (*Berwickshire Naturalist's Club Transactions*, 1889).
81. Berthold, Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen (*Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, vol. II, 1881).
82. Berthold, Ueber die Vertheilung der Algen im Golf von Neapel nebst einem Verzeichnis der bisher daselbst beobachteten Arten (*Mittheilungen*,.. etc., vol. III, 1882).
92. Ed. Bornet, Les Algues de P. K. A. Schousboe (*Mémoires de la Société nationale des Sciences naturelles de Cherbourg*, vol. XXVIII, 1892).
98. Church, The Polymorphy of *Cutleria multifida* Grev. (*Annals of Botany*, vol. XII, n° 45, 1898).
52. Crouan, Algues marines du Finistère. Exsiccata publié à Brest en 1852.
55. Crouan, Observations microscopiques sur l'organisation, la fructification et la dissémination de plusieurs genres d'Algues appartenant à la famille des Dictyotées (*Bulletin de la Société botanique de France*, vol. II, 1855).
57. Crouan, *Ibid.* (Suite) (*Ibid.*, 1857).
67. Crouan, Florule du Finistère (Brest, 1867).
99. Debray, Florule des Algues marines du Nord de la France (*Bulletin scientifique de la France et de la Belgique*, vol. XXXII, 1899).
56. Derbès et Solier, Mémoire sur quelques points de la physiologie des Algues (Supplément aux *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, vol. I, 1856).
79, 1. P. Falkenberg, Die Meeres-Algen des Golfes von Neapel (*Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel*, vol. I, 1879).
79, 2. P. Falkenberg, Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria* (*Mittheilungen*..., etc., vol. I, 1879).
81. P. Falkenberg, Die Algen im weitesten Sinne (Schenck, *Handbuch der Botanik*, 1881).
46. Harvey, Phycologia britannica (Londres, 1846-51).
85. F. Hauck, Die Meeresalgen Deutschlands und Oesterreichs (Rabenhorst's, *Kryptogamen-Flora*, vol. II, 1885).
90. Holmes et Batters, A Revised List of the British Marine Algæ (*Annals of Botany*, vol. V, 1890-91).
75. Ed. de Janczewski, Observations sur l'accroissement du thalle des

Phéosporées (*Mémoires de la Société des Sciences naturelles de Cherbourg*, vol. XIX, 1875).

83. Ed. de Janczewski, Note sur la fécondation du *Cutleria adspersa* et les affinités des Cutlériées (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 6e série, vol. XVI, 1883).

91. E. Johnson, Observations on Phaeozoosporeæ (*Annals of Botany*, vol. V, n° 18, 1891).

83. F.-R. Kjellman, The Algæ of the artic Sea (*Kongl. svenska vetenskaps-Akademiens Handlingar*, vol. XX, Stockholm, 1883).

93. F.-R. Kjellman, Cutleriaceæ (Engler et Prantl, *Die natürlichen Pflanzenfamilien*, 1893).

94. P. Kuckuck, Bemerkungen sur marinen Algenvegetation von Helgoland (*Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, herausgegeben von der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel und der Biologischen Anstalt auf Helgoland*, Neue Folge, vol. I, 1894).

98. P. Kuckuck, Ueber die Paarung von Schwarmsporen bei *Scytosiphon* (*Berichte der deutschen Botanischen Gesellschaft*, vol. XVI, 1898).

99. P. Kuckuck, Beiträge zur Kenntniss der Meeresalgen; n° 9, Ueber den Generationswechsel von *Cutleria multifida* (Engl. Bot.) Grev. (*Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen...*, etc. Neue Folge, vol. III, 1899).

83. G. Lespinasse, Les Algues du sud-ouest de la France (*Actes de la Société linnéenne de Bordeaux*, vol. XXXVI, 1883).

... Lloyd, Algues de l'ouest de la France (exsiccata).

99. F. Oltmanns, Ueber die Sexualität der Ectocarpeen (*Flora oder allgemeine Zeitung* vol. LXXXV, 1899).

76. J. Reinke, Ueber das Wachsthum und die Fortpflanzung von *Zanardinia collaris* Crouan (*Z. prototypus* Nardo) (*Monatsberichte der Akademie der Wissenschaften zu Berlin, aus dem Jahre*, 1876).

78,1. J. Reinke, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Dictyotaceen des Golfs von Neapel (*Nova Acta der Ksl. Leop.-Carol.-Deutschen Akademie der Naturforscher*, vol. XL. Dresde, 1878).

78,2. J. Reinke, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Cutleriaceen des Golfs von Neapel (*Nova Acta*... etc., vol. XL, 1878).

88. J.-J. Rodriguez y Femenias, Algas de las Baleares (*Anales de la Sociedad española de Historia natural*, t. XVII, 1888).

96, 1. C. Sauvageau, Remarques sur la reproduction des Phéosporées, et en particulier des *Ectocarpus* (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 8e série, vol. II, 1896).

96, 2. C. Sauvageau, Observations relatives à la sexualité des Phéosporées (*Journal de Botanique*, vol. X, 1896, et vol. XI, 1897).

97. C. Sauvageau, Note préliminaire sur les Algues marines du Golfe de Gascogne (*Journal de Botanique*, vol. XI, 1897).

98, 1. C. Sauvageau, Sur quelques Myrionémacées (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 8° série, vol. V, 1898.

98, 2. C. Sauvageau, Sur l'origine du thalle des Cutlériacées (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, vol. CXXVI, 16 mai 1898).

98, 3. C. Sauvageau, Sur la sexualité et les affinités des Sphacélariacées (*Ibid.*, vol. CXXVI, 6 juin 1898).

99, 1. C. Sauvageau, Sur les Algues qui croissent sur les Araignées de mer dans le Golfe de Gascogne (*Ibid.*, vol. CXXVIII, 13 mars 1899).

99, 2. C. Sauvageau, Les *Acinetospora* et la sexualité des Tiloptéridées (*Journal de Botanique*, vol. XIII, 1899).

99,3. C. Sauvageau, Sur l'alternance de générations des *Cutleria* (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, vol. CXXIX, 9 octobre 1899).
50. G. Thuret, Recherches sur les Zoospores des Algues et les Anthéridies des Cryptogames (*Annales des Sciences naturelles, Botanique*, 3ᵉ série, vol. XIV, 1850).
51. G. Thuret, *Ibid.*, 2ᵉ partie (*Ibid.*, vol. XVI, 1851).
55. G. Thuret, Recherches sur la fécondation des Fucacées et les Anthéridies des Algues, 2ᵉ partie (*Ibid.*, 4ᵉ série, vol. III, 1855).
78. Thuret et Bornet. Études phycologiques (Paris, 1878).
95. De Toni, Sylloge Algarum, vol. III; Fucoideæ, 1895.
65. G. Zanardini, Iconographia phycologica mediterraneo-adriatica, vol. II (Venise, 1865).

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE VOLUME

TABLE DES ARTICLES

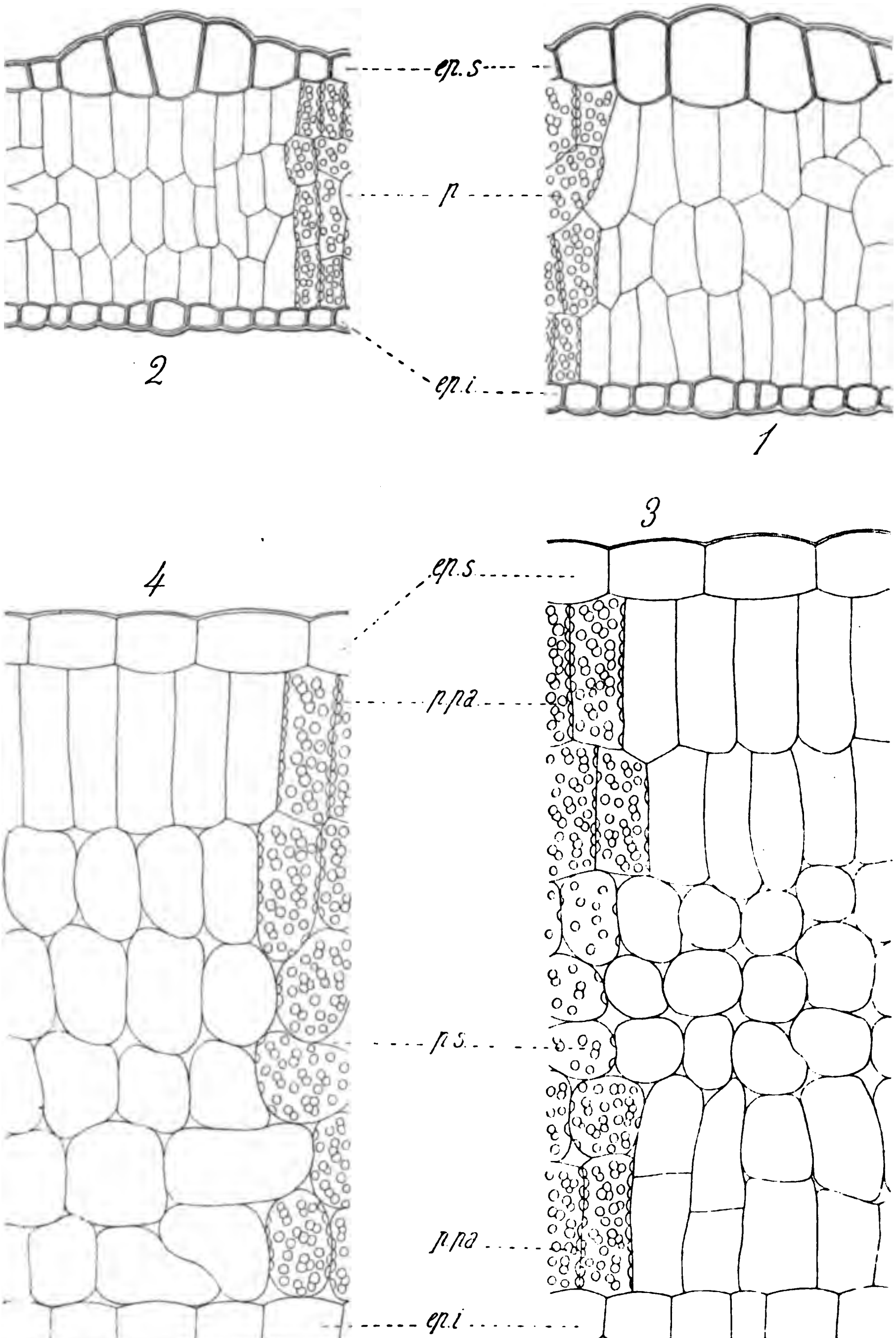
PAR NOMS D'AUTEURS

TABLE DES PLANCHES

ET DES FIGURES DANS LE TEXTE

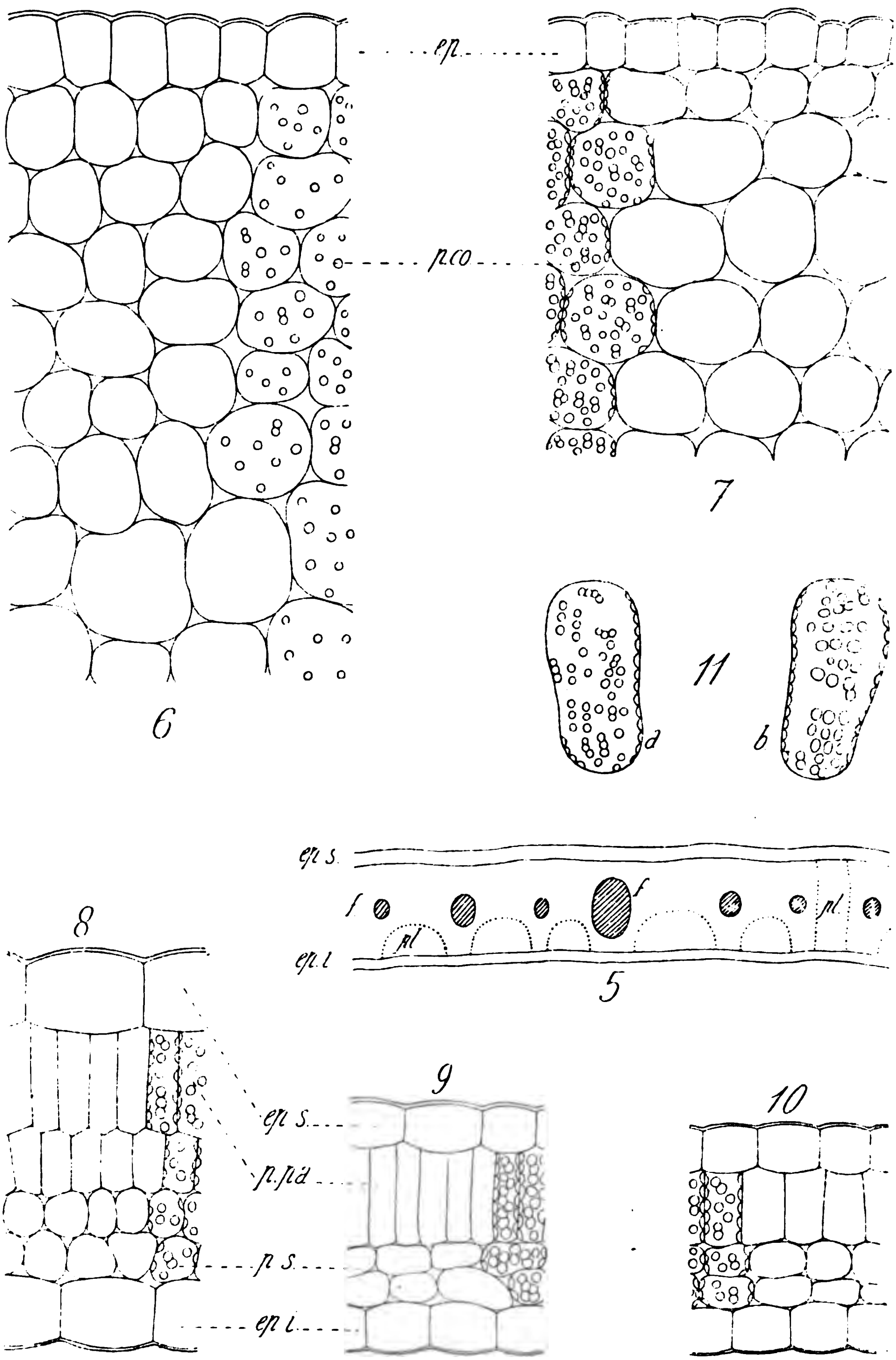
CONTENUES DANS CE VOLUME

CORBEIL. — Imprimerie ÉD. CRÉTÉ.



Ed. Griffon del. Masson et Cie, édit.

Blé de Noé (1). Blé Suisse (2). Chrysanthème à feuilles foncées (3). Chrysanthème à feuilles pâles (4).



Ed. Griffon del. Masson et Cie. édit.

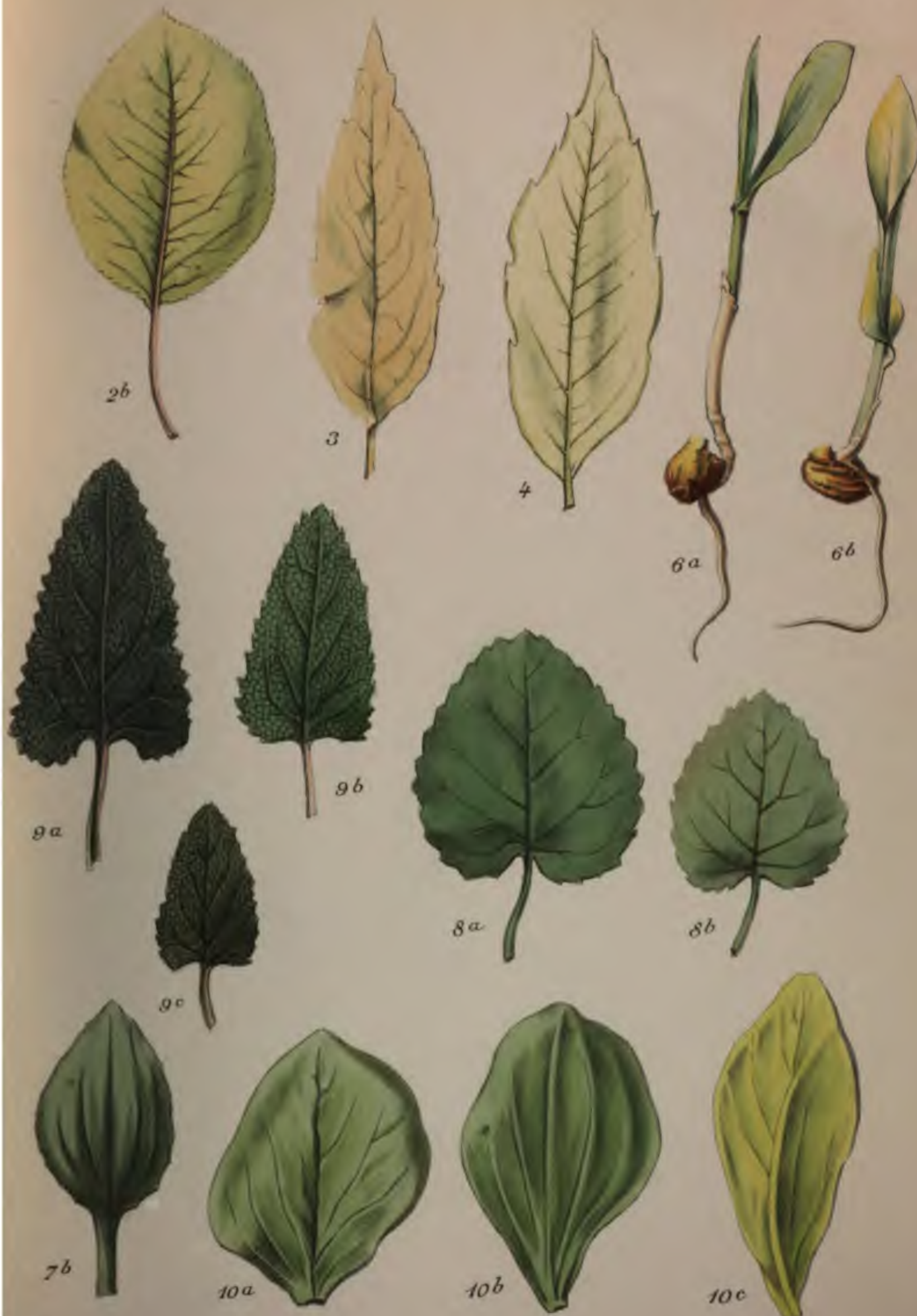
Pêcher (5). *Limodorum* (6). *Epipactis* (7). *Teucrium* (8, *temp. alt.* — 9, *dehors.* — 10, *froid*). *Faba* (11. a, *sans cuivre;* b, *avec cuivre*).



J. Poinsot del.

Feuille

Pêcher (1a, 1b); Poirier (2a, 2b

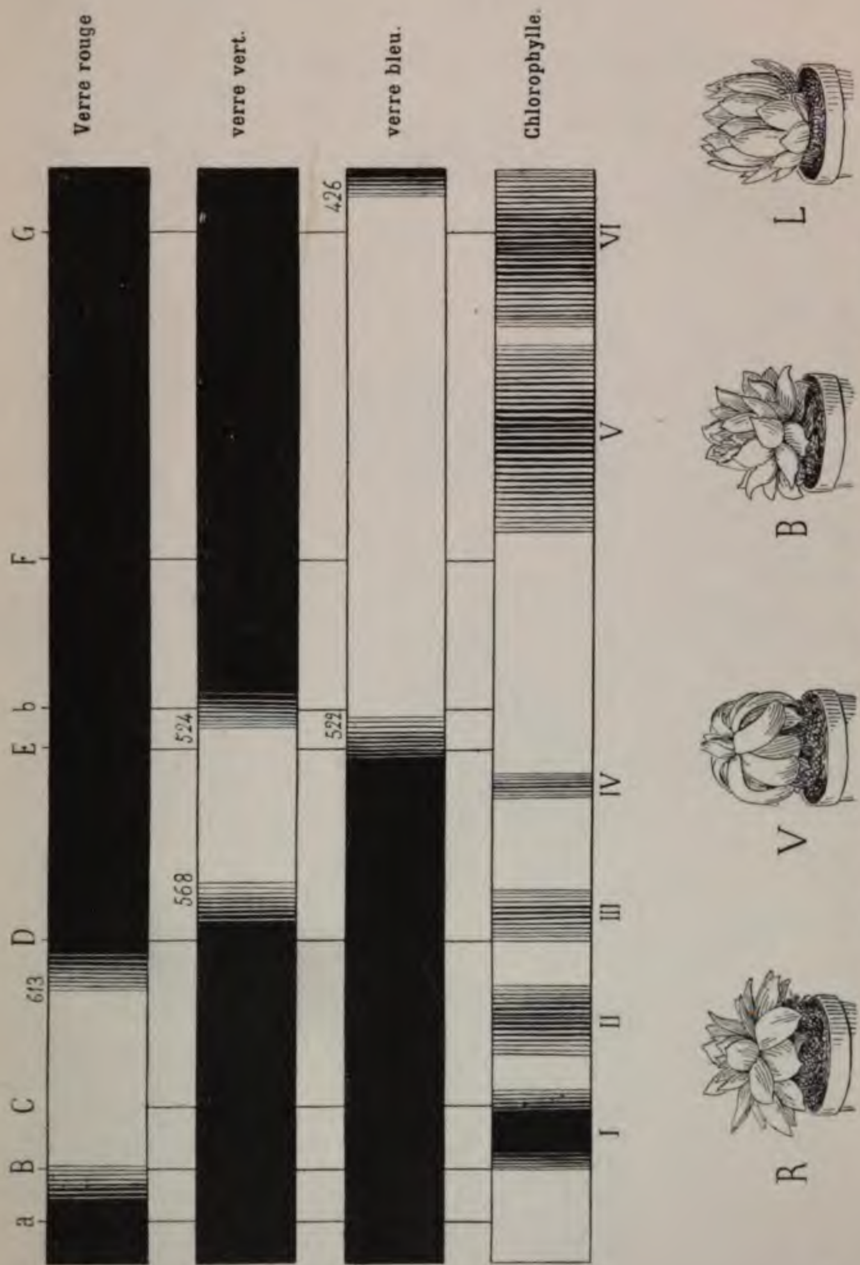


...diteurs

Bénard, sc.

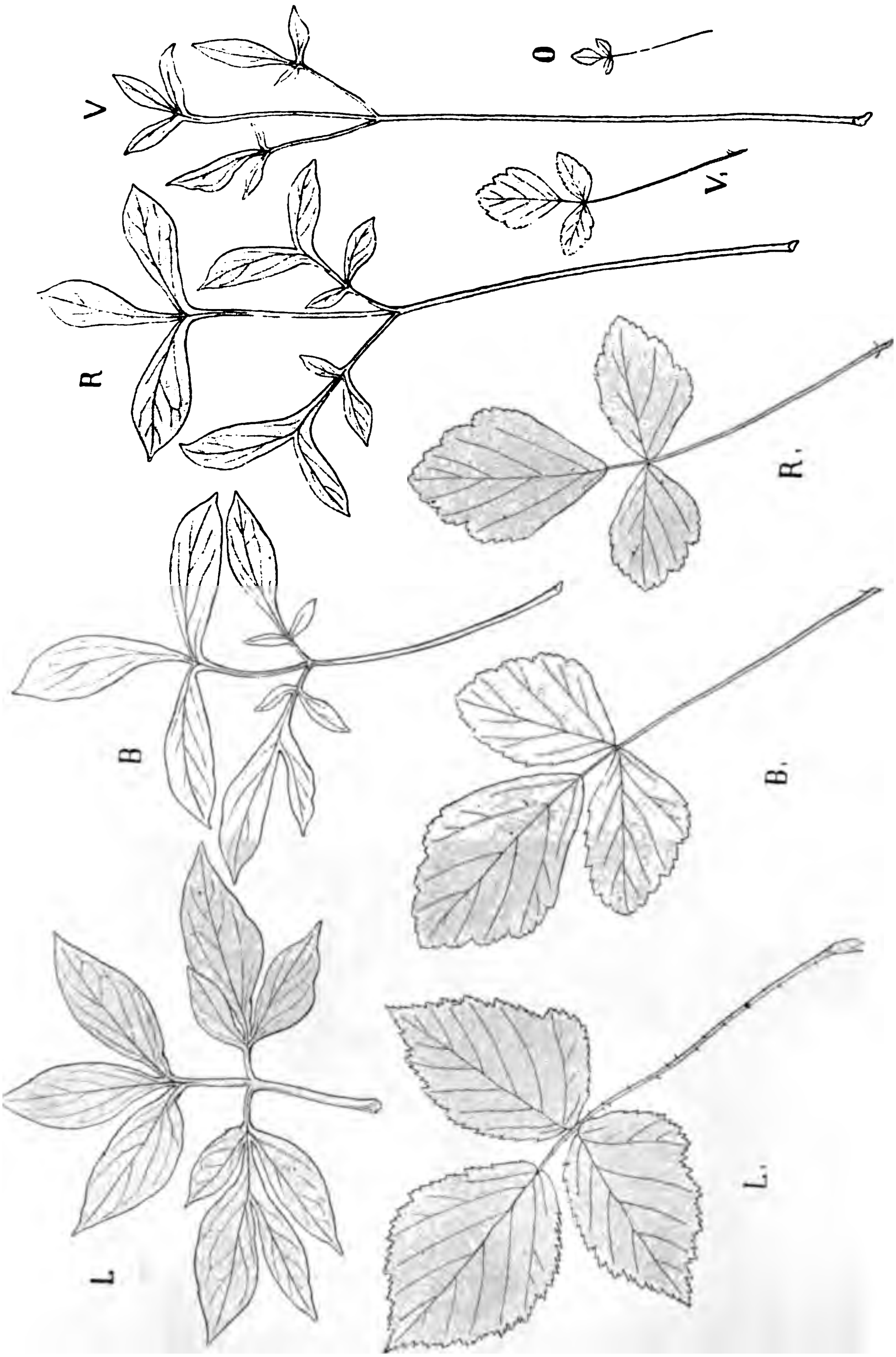
...ntes teintes.

... (2) Pin Pignon (5 a, 5 b): Maïs (6 a, 6 b);



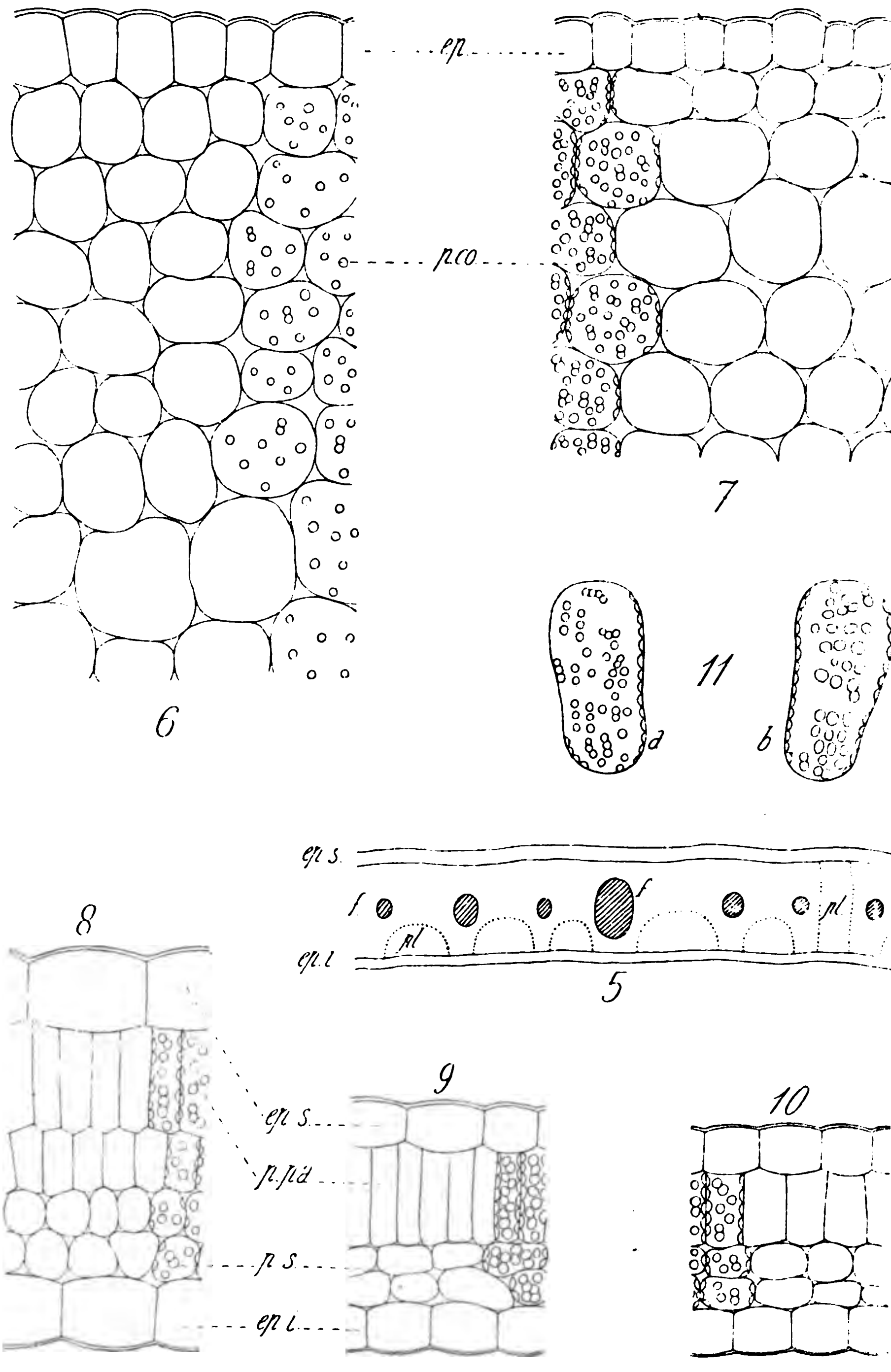
Spectres d'absorption des verres colorés comparés à celui de la chlorophylle.
L, B, R, V, aspects du Sempervivum tectorum dans les cultures.

E. Teodoresco del. Herincq sc.



L, B, R, V, Pœonia officinalis ; L_1, B_1, R_1, V_1, O, Rubus fruticosus.

E. Teodoresco del. Herincq sc.



Ed. Griffon del. Masson et Cie. édit.

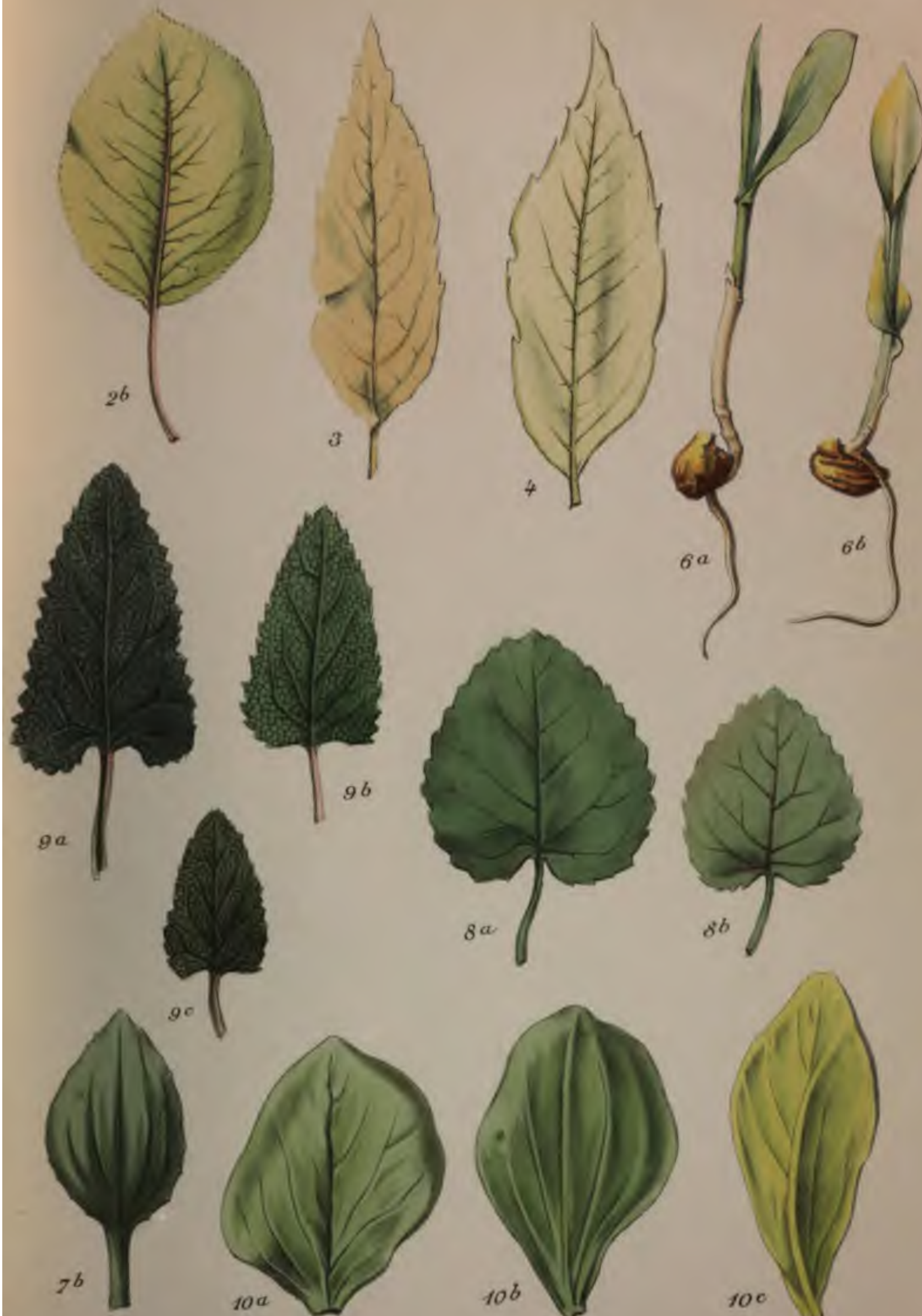
Pêcher (5). **Limodorum** (6). **Epipactis** (7). **Teucrium** (8, temp. alt. — 9, dehors. — 10, froid).
Faba (11. a, sans cuivre; b, avec cuivre).



J. Poinsot del.

Feuill

Pêcher (1a, 1b); Poirier (2 a, 2

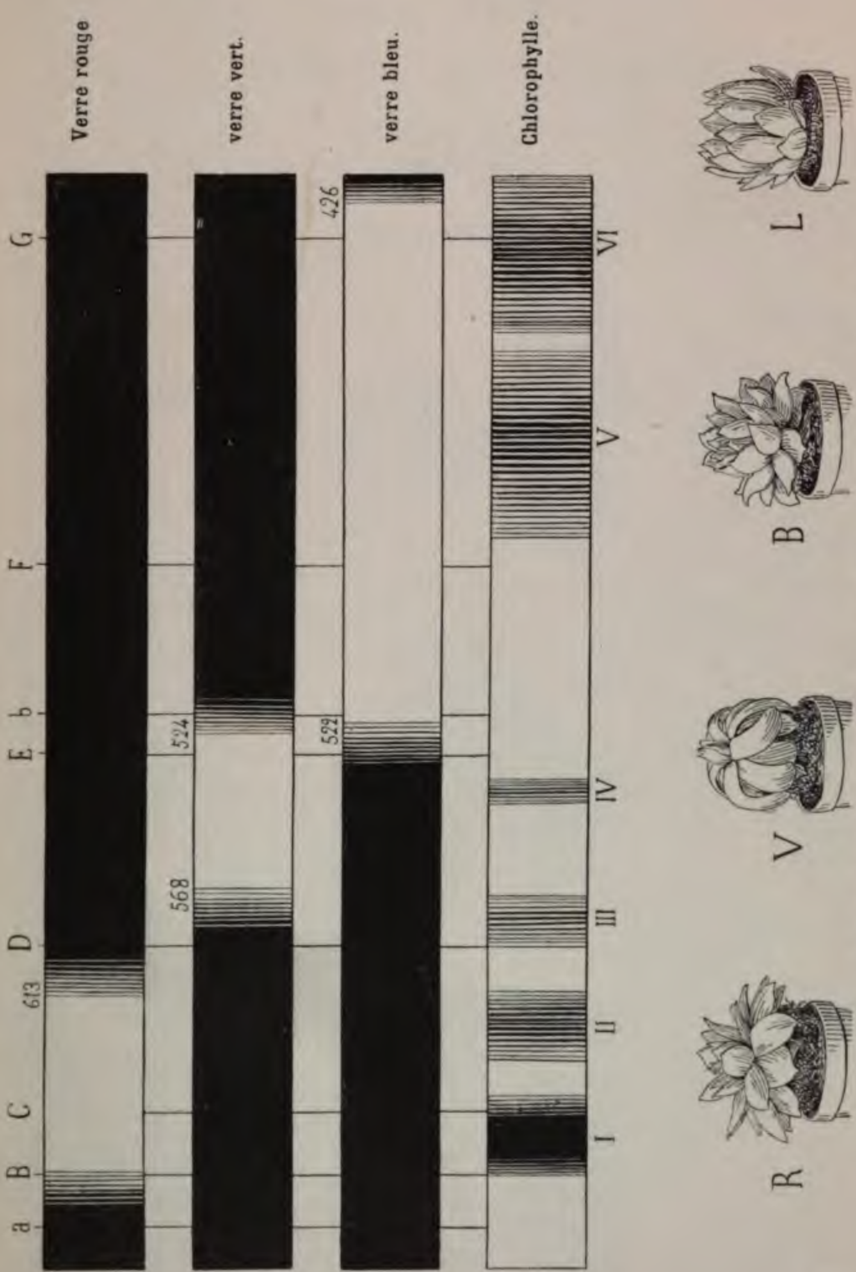


Éditeurs.

Bénard, sc.

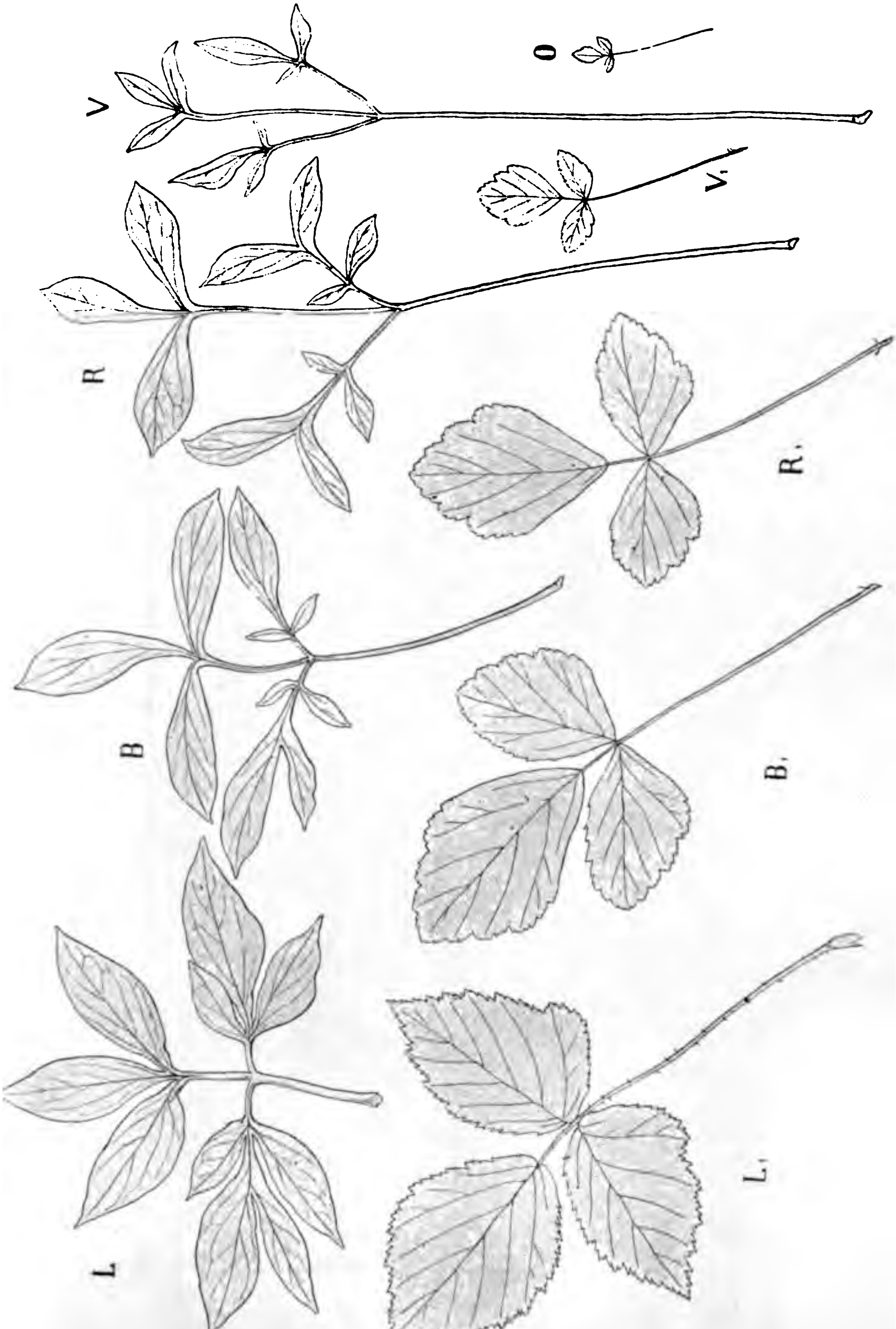
rentes teintes.

de (4); Pin Pignon (5 a, 5 b); Maïs (6 a, 6 b).



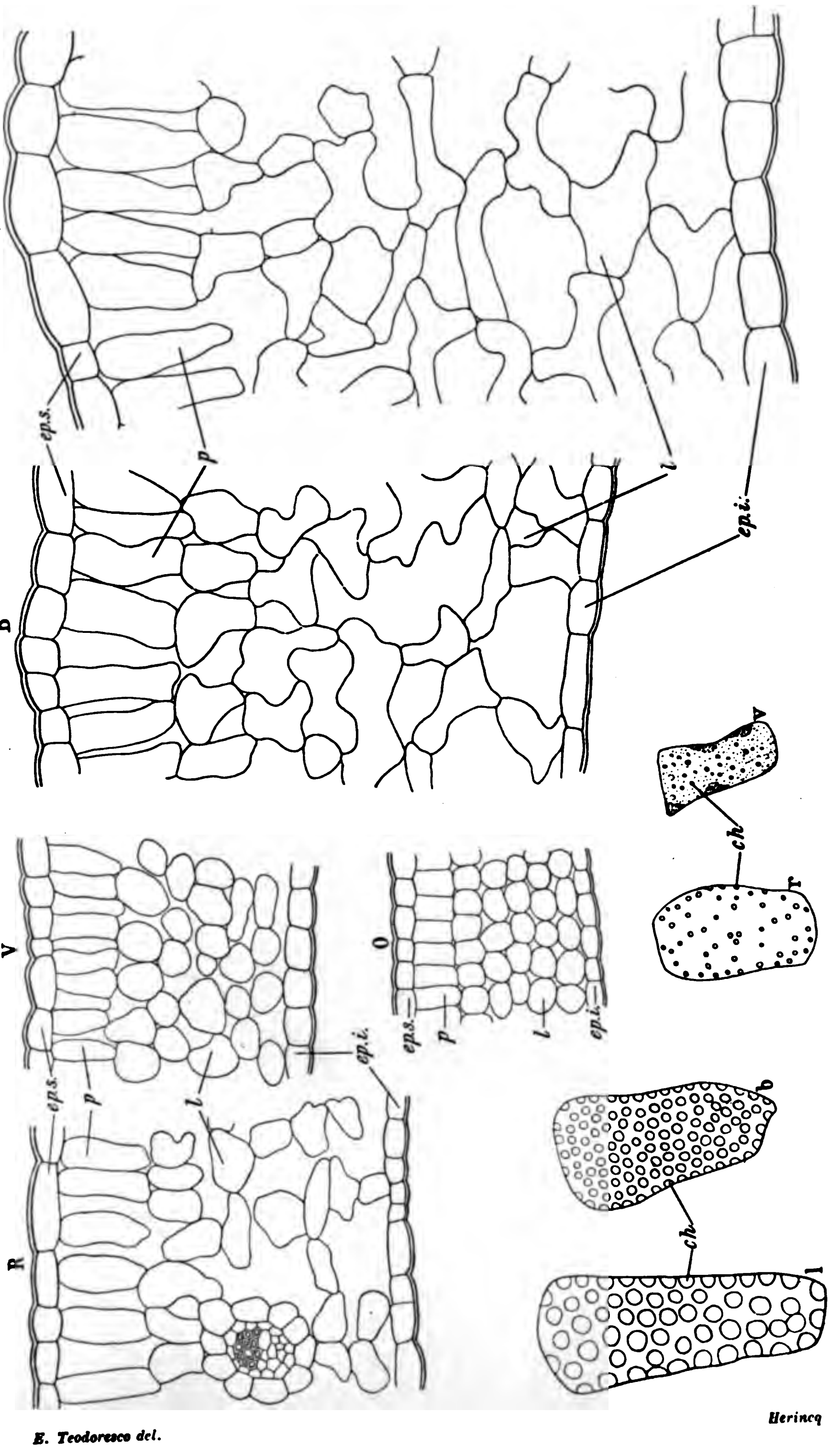
Spectres d'absorption des verres colorés comparés à celui de la chlorophylle.
L, B, R, V, aspects du Sempervivum tectorum dans les cultures.

E. Teodoresco del. Herincq sc.



L, B, R, V, *Pæonia officinalis* ; L_1, B_1, R_1, V_1, O, *Rubus fruticosus.*

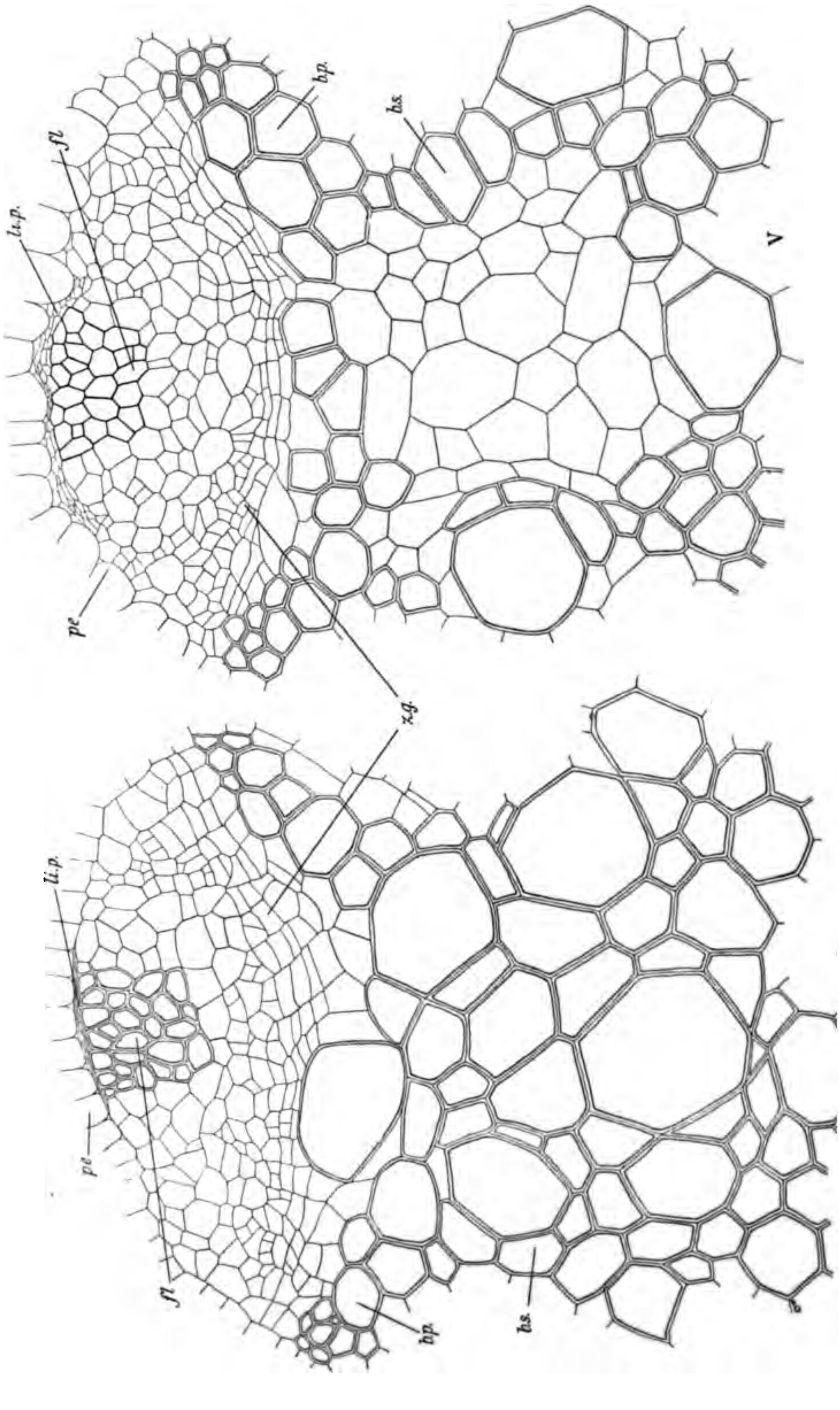
E. Teodoresco del. Herincq sc.

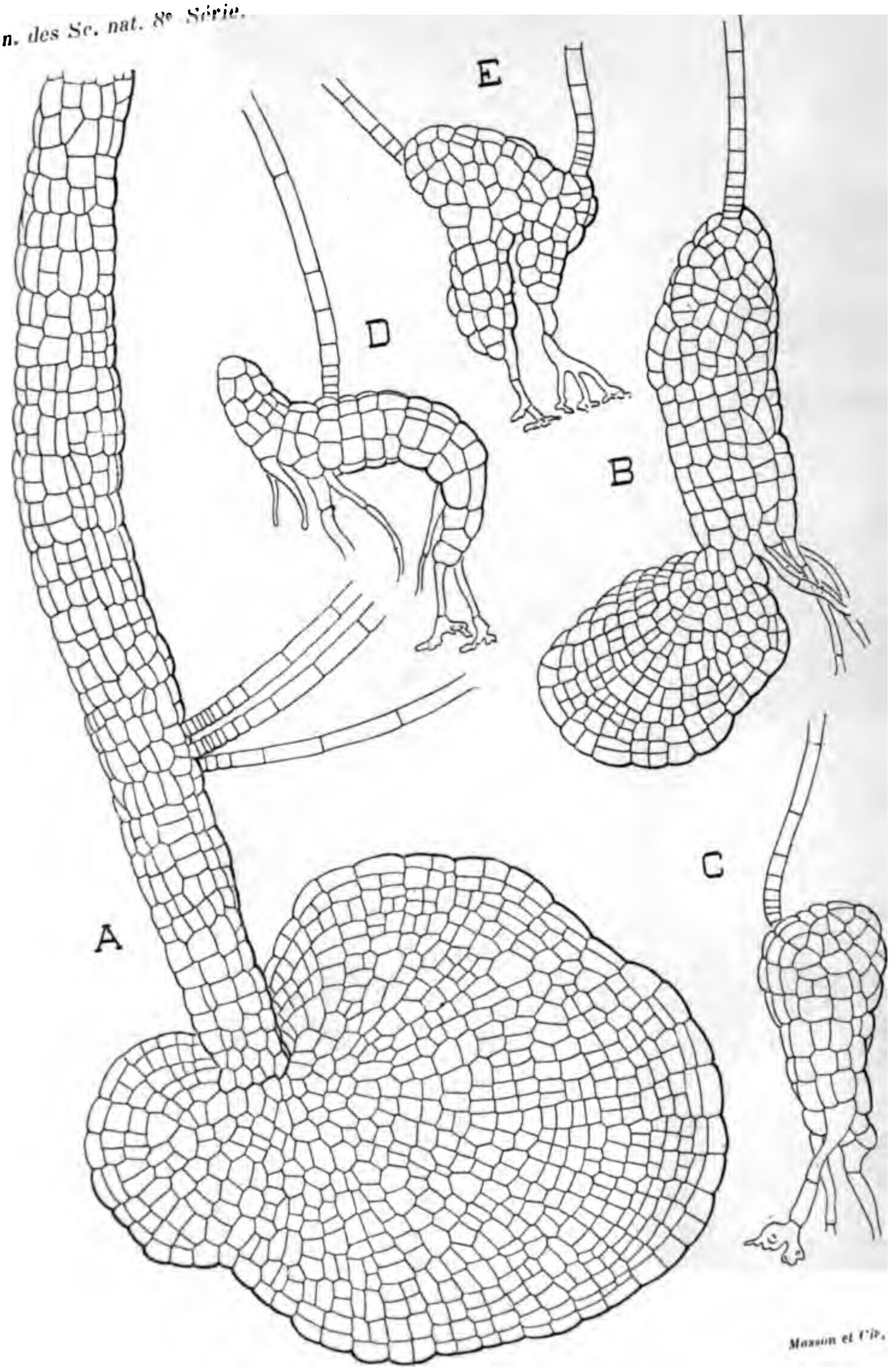


Faba vulgaris.

E. Teodoresco del.

Herincq sc.


b.p.
b.s.
fl
li.p.
V
pe
x.g.
li.p.
pe
fl
b.p.
b.s.



Masson et Cie, édit.

C. Sauvageau, ad. nat. del.

69e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. X. Nos 1 et 2

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME X. — Nos 1 et 2

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1899

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en septembre 1899.
Les Annales des Sciences naturelles paraissent par cahiers mensuels.

69e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. X. Nos 1 et 2

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME X. — Nos 1 et 2

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1899

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en septembre 1899.

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à IX sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. Milne-Edwards.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à VIII sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume .... 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles.*

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.	....	330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

Corbeil. — Imprimerie Éd. Crété.

69e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE. T. X. Nos 3 et 4

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOMME X. — Nos 3 et 4.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1899

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en octobre 1899.
Les Annales des Sciences naturelles paraissent par cahiers mensuels.

BOTANIQUE

Publiée sous la direction de M. Ph. Van Tieghem.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches et les figures dans le texte correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à IX sont complets.

ZOOLOGIE

Publiée sous la direction de M. A. Milne-Edwards.

L'abonnement est fait pour 2 volumes, chacun d'environ 400 pages, avec les planches correspondant aux mémoires.

Ces volumes paraissent en plusieurs fascicules dans l'intervalle d'une année.

Les tomes I à IX sont complets.

Prix de l'abonnement à 2 volumes :

Paris : 30 francs. — Départements et Union postale : 32 francs.

ANNALES DES SCIENCES GÉOLOGIQUES

Dirigées, pour la partie géologique, par M. Hébert, et pour la partie paléontologique, par M. A. Milne-Edwards.

Tomes I à XXII (1879 à 1891). Chaque volume . . . . . . 15 fr.

Cette publication est désormais confondue avec celle des *Annales des Sciences naturelles*.

Prix des collections.

Première série (Zoologie et Botanique réunies), 30 vol.		(*Rare*).
Deuxième série (1834-1843).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Troisième série (1844-1853).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Quatrième série (1854-1863).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Cinquième série (1864-1874).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Sixième série (1875 à 1884).	Chaque partie 20 vol.	250 fr.
Septième série (1885 à 1894).	Chaque partie 20 vol.	300 fr.
Géologie, 22 volumes.		330 fr.

TABLE DES MATIÈRES

CONTENUES DANS CE CAHIER

TABLE DES PLANCHES

CONTENUES DANS CE CAHIER

3074-99 — Corbeil. Imprimerie Ed. Crété.

73e ANNÉE. — VIIIe SÉRIE T. X. Nos 5 et 6

ANNALES

DES

SCIENCES NATURELLES

HUITIÈME SÉRIE

BOTANIQUE

COMPRENANT

L'ANATOMIE, LA PHYSIOLOGIE ET LA CLASSIFICATION
DES VÉGÉTAUX VIVANTS ET FOSSILES

PUBLIÉE SOUS LA DIRECTION DE

M. PH. VAN TIEGHEM

TOME X. — Nos 5 et 6.

PARIS
MASSON ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1899

PARIS, 30 FR. — DÉPARTEMENTS ET ÉTRANGER, 32 FR.
Ce cahier a été publié en décembre 1899.
Les Annales des Sciences naturelles paraissent par cahiers mensuels.